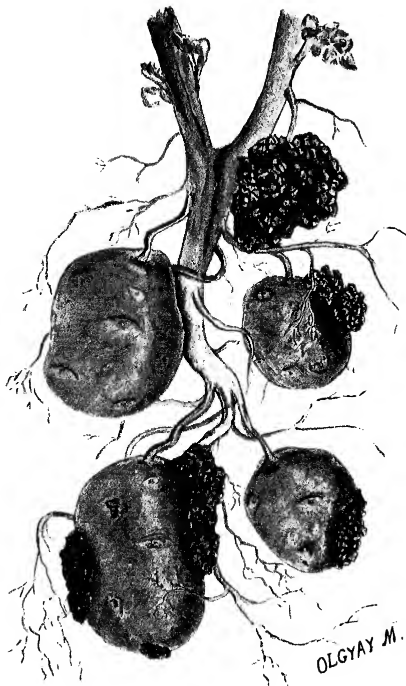


Schilberszky, Gesamtbiologie des Kartoffelkrebses.

Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München.

Die Gesamtbiologie des Kartoffel-Krebses

Von

Dr. Karl Schilberszky
Professor an der Universität in Budapest
Direktor des pflanzenpathologischen Institutes

Mit 1 Tafelbild,
8 Textfiguren und 1 Darstellung der Entwicklungsziklen



Verlag Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising/München
1930

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.
Copyright 1930 by Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München.
Printed in Germany.
992

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Bei dieser Arbeit[1]), der Untersuchungen eines reichhaltigen Materials zugrunde liegen, hielt ich zwei Ziele vor Augen. Das eine war, die Lücken und umstrittenen Gesichtspunkte im Entwicklungsgang des Kartoffelkrebserregers näher zu verfolgen, besonders aber die Verhältnisse der Reproduktion genau zu erforschen. Das andere, eine vergleichende Studie über die natürliche Verwandtschaft mit gewissen Organismen von Chytridineen zu erhalten, wodurch auch die vielseitig abweichenden Ansichten über die systematische Stellung des Krebserregers klargelegt werden sollten. Die bisher veröffentlichten Arbeiten habe ich streng berücksichtigt und sie für meine Beobachtungen einerseits als Kriterien benützt, andererseits aber widerlegt und berichtigt. Ich glaube mich mit einer Aufgabe von allgemeinem Interesse befaßt zu haben, die sich als Folge einer eingehenden Erforschung dieses parasitischen Organismus ergab. Das Problem der Systematik des Pilzes mußte sich auf mehrere morphologische und biologische Eigenheiten stützen, welche nach ihrer Bedeutung gewissenhaft verfolgt wurden.

Zahlreiche gelehrte Fachgenossen haben meine Arbeit durch die Zusendung ihrer Veröffentlichungen unterstützt, insbesondere die Herren: Baudyš, E. Dr., Dozent (Bino, Č.-S. Rep.); Carruthers, W. (Norwood, Engl.); Eriksson, J. Dr., Professor (Stockholm, Sverige); Güssow, H. T., Dominion botanist (Ottawa, Kanada); Hammarlund, C. Th. W., Dozent (Lund, Sverige); Horne, A. S. (Imp. College of Science and Technology, London); Köck, G. v. Dr., Direktor (Bundesanstalt für Pflanzenschutz, Wien); Köhler, E. Dr. (Biolog. Reichsanstalt, Berlin-Dahlem); Liro, I. J. Dr., Professor (Gengatan, Finnland); Neuweiler, E. Dr. (Oerlikon, Schweiz); Orton, W. A., Direktor (Burlington, U.-St.); Pethybridge, G. H. Dr., mycologist to

[1]) Vorgelegt in der Sitzung der IV. Klasse der Szent István Akademie.

the Department of Agriculture (Harpenden, England); Poeteren, N. van, Professor (Wageningen, Holland); Potter, M. C., Professor (London); Quanjer, H. M. Dr., Professor (Wageningen, Holland); †Ravn, F. K., Professor (Kobenhavn, Dania); Riehm, E. Dr. (Biolog. Reichsanstalt. Berlin-Dahlem); Volkart, A. Dr., Professor (Oerlikon, Schweiz); Weiss, Fr., plant pathologist (Washington, U.-St.), denen ich hiefür zu warmem Dank verpflichtet bin. Während meinen Untersuchungen waren mir in den manualen Arbeiten die Herren Universitätspraktikanten Zoltán Csorba und Miklós Olgyay in dankenswerter Weise behilflich. Nach Fertigstellung habe ich die seither erschienenen und mir zugänglichen Veröffentlichungen berücksichtigt.

Abgeschlossen 25. Februar 1929.

Dr. K. Schilberszky.

Budapest VIII. Eszterházy 3
Universität.

Einleitung.

Im Jahre 1887 ließ ich in einer ungarischen landwirtschaftlichen Zeitung (Gazdasági Lapok, am 7. Oktober) einen Aufruf um Zusendung von kranken Kartoffelknollen erscheinen mit der Absicht, die von der Brunchorstschen *Spongospora solani* verursachte Krankheit innerhalb Ungarns festzustellen; zwar gelang dies nicht, doch erhielt ich unter den zahlreichen Sendungen von Herrn Ökonomieleiter Franz v. Jattka im Jahre 1888 (22. Dez.) einige besondere kranke Knollen nordungarischer Herkunft (Comitat Trencsén, Gemeinde Hornyan), von der Sorte *Maercker-Zwiebel.* Einer Sendung des nächsten Jahres (1889, 21. Febr.) war auch ein Brief beigelegt, worin mitgeteilt wird, daß die erkrankte Sorte von zwei verschiedenen Standorten, — der eine feuchter Lehmboden, der andere frischer Wiesenbruch — stammt. An beiden Stellen zeigte sich die Krankheit an der ganzen Kartoffelernte des Jahres 1888, das einen Sommer mit reichen Niederschlägen hatte. Dieselbe Sorte blieb auf leichteren Böden gesund. Von den kranken Knollen wurden 16 im botanischen Garten der Universität in Budapest (halbbündiger Sandboden), im Jahre 1889 (April) angepflanzt; die daraus erhaltene Knollenernte war im Herbst 1889 vollkommen tadellos; die Knollen zeigten glatte und gesunde Korkhaut. Im Jahre 1896 (24. Juni) teilte Herr F. v. Jattka mit: „Im vergangenen Jahr trat die Krankheit nur in geringem Maße auf, doch war sie dennoch zu beobachten". In demselben Jahr (22. Aug.) lautet die Mitteilung: „Die Krankheit zeigt sich bereits. Heute wollte ich nämlich die Knollen auf ihren Stärkegehalt untersuchen und als sie gewaschen wurden (bisher hatten wir in diesem Monat 154 mm Regenfall), bemerkte ich die Krankheit. Hierauf eilte ich auf das Kartoffelfeld und nahm die Proben, die ich Ihnen hiermit zur weiteren Untersuchung zusende." — Ich erhielt diesmal neuerdings kranke Knollen mit einsetzender Krebsbildung, uzw. von zwei entlegenen Orten der Gemeinde.

Eigentümlicherweise tauchte der Kartoffelkrebs, der im Jahre 1888 in Nord-Ungarn zum ersten Male gefunden wurde, selbst in den entferntesten Ländern (England, Nordamerika) auf, und verbreitete sich in verhältnismäßig kurzer Zeit in dem Maße, daß es trotz aller Energie und Bemühungen nicht gelang, das gefürchtete Übel los zu werden und seine weitere Verbreitung in neueren Ländern zu hemmen. Dagegen ist dieser Parasit in Ungarn seit 1896 bis heute, weder infolge eines Weitergreifens aus seiner ursprünglichen Stammgegend, noch aber durch eine Einschleppung aus den

bereits vielen krebsgefährdeten Gegenden bisher nie mehr und nirgends zum Vorschein gekommen.

Diese Ironie des Schicksals läßt vermuten, daß der Kartoffelkrebs 1888—1896 in Ungarn offenbar als eine spontane, jedenfalls eingewanderte Erscheinung hervortrat, infolge ungeeigneter Umstände aber nachher gänzlich verschwand. Gegenwärtig sind wir überhaupt nicht in der Lage zu bestimmen, wo der eigentliche Stammherd des Kartoffelkrebses zu suchen ist. Ich glaube fest daran, daß die Krankheit in der südamerikanischen Heimat der Kartoffel vorkommt; sollte sich diese Mutmaßung als richtig erweisen, dann müßte der eigentliche Ausgangspunkt dort zu bezeichnen sein. Es wäre wünschenswert, den Kartoffelkrebs gegebenenfalls in jenen Gegenden zu erforschen. Bisher ist die Krankheit aus diesen Gebieten jedoch nicht gemeldet worden.

Eine bemerkenswerte Tatsache ist, daß sich der Kartoffelkrebs nach den Beobachtungen zuerst in Mittel-Europa zeigte und erst später, nach 16 Jahren in Amerika zum Vorschein kam. Daher bin ich gezwungen, auch an jene Alternative zu denken, daß wir es hier vielleicht mit einem jener selteneren Fälle zu tun haben, wo eine Kulturpflanze von ihrer heimatlichen Gegend entfernt mit einem parasitischen Organismus zusammentrifft und von diesem dann sehr großen Schaden erleidet. Ich denke an eine Möglichkeit einer Beziehung mit *Solanum nigrum L.* Da nämlich der Krebsorganismus unter andern auch *Solanum nigrum L.* ohne größere Verunstaltungen zu bilden, zu infizieren vermag (4), ist vielleicht anzunehmen, daß der etwa auf diese Pflanze angesiedelte Parasit auf *Solanum tuberosum L.* übergegangen ist und infolge einer Adaptation sie nachher in seinen Machtbereich gezogen hat. Es sei auch bemerkt, daß *Solanum nigrum L.* ein verbreitetes Unkraut der Kartoffelfelder ist, welches fast in ganz Europa vorkommt. Einen ähnlichen Fall bietet das Beispiel des in Amerika auf der Weymouthskiefer manchmal verheerend auftretenden Blasenrostes *(Peridermium strobi KLEB.)*. Dieser Pilz war ursprünglich in Amerika nicht einheimisch, und die Infektion durch die Teleutosporen *(Cronartium ribicolum DEITR.)* vollzog sich anfangs auf den in Europa angepflanzten Weymouthskiefern.

Eine kurzgefaßte Mitteilung über die Natur der Krankheit und des Kartoffelkrebserregers erschien von mir im Jahre 1896 (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, XIV. Bd., S. 36 bis 37). In der vorliegenden Arbeit gedenke ich die physiologischen, biologischen und anatomischen Gegebenheiten mit Rücksicht auf die seither von mir und von mehreren Forschern erlangten Beobachtungen genau zu schildern, mit besonderer Beachtung des parasitischen Verhaltens, um die in Ermangelung erwiesener Tatsachen bestehenden Lücken in der Kenntnis dieser Krankheit auszufüllen.

Allgemeiner Teil.

Chronologische Forschungsergebnisse.

Zur sachlichen Einführung sei den Untersuchungen eine kurzgefaßte Übersicht der chronologischen Literatur — mit besonderer Rücksicht der systematischen Behandlung — vorausgeschickt.

Abgesehen von dem offenbaren Irrtum G. Massees, zuerst in dem amtlich. Flugblatt (18) p. 307, dann in seinem Handbuch (20) p. 453, sowie (21) schließlich in der 3. Auflage seines Handbuches (1907), wo er den Organismus vom Kartoffelkrebs mit jenem der algirischen Rübenkrankheit *(Endomyces [recte: Oedomyces] leproides TRAB.)* als identisch bezeichnete und mit Gewißheit behauptete (p. 102), daß der von ihm untersuchte Kartoffelpilz von jenem völlig abweichend sei, der im Jahre 1896 mit dem Namen *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* belegt worden ist, beging auch M. C. Cooke den Irrtum, indem er den Kartoffelkrebserreger in seinem Buch (3) p. 92 ebenfalls unter dem Namen *Oedomyces leproides TRAB.* anführt. Eine falsche Ansicht vertrat T. Johnson (11) p. 131—144 (1909): „The fungi causing beet tumour *(Urophlyctis leproides [TRAB.] P. Magn.)* and flax yellowing *(Asterocystis radicis [DE WILD.] PASCH)* are said to belong to the same group as that causing the warty disease of potatoes."

Erst im Jahre 1907 wies E. S. Salmon (34) nachdrücklich darauf hin, daß *Oedomyces leproides TRAB.* nicht mit *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* identisch ist[2]), da die Sporangien dieser verschiedene Formen- und Größenunterschiede aufweisen. Dieser Rübenpilz wurde in seiner systematischen Stellung zuerst gänzlich verkannt, indem man ihn für einen Brandpilz

[1]) Die erste falsche Anspielung rührt eigentlich von M. C. Cooke her, der im Jahre 1902 in einer Vorlage in dem Scientific Committee of Roy. Hort. Soc. „Tumour in potato" betitelt, für die Krankheit zwar *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* nannte, mit der Bemerkung jedoch, daß der Pilz mit *Oedomyces leproides TRAB.* eine Ähnlichkeit habe (Journ. Roy. Hort. Soc., XVII, p. 815). Hier erwähnt M. C. Cooke, daß P. Magnus den Organismus mit *Oedomyces leproides TRAB.* identifizierte. Kurz darauf berichtigte P. Magnus diesen Irrtum M. C. Cookes in derselben Zeitschrift, indem er die Identität beider Pilze nach dem Vergleich der Abbildungen M. C. Potters und L. Trabuts leugnete.

[2]) *Oedomyces leproides TRAB. (= Urophlyctis leproidea [TRAB.])* P. MAGN. ist systematisch ein ganz anderer Pilz, da dieser auch nach der Abbildung L. Trabuts (19) p. 226, Fig. 56, ein Hyphenpilz ist. Diagnosis: „mycelium inflated" (19) p. 405.

hielt (19) p. 225, 405; nachher wurde er mit dem Krebsorganismus identifiziert. Eigentümlicherweise rührt diese Verwechslung einerseits daher, daß die krebsartigen Auswüchse der Kartoffelknolle jenen der Rübengeschwüre *(Beta vulgaris L.)* ähnlich erschienen; außerdem zeigten beide Pilzorganismen bei oberflächlicher mikroskopischer Betrachtung eine große Gleichförmigkeit. Daher kam es, daß man in der englischen Literatur anfangs den Krebserreger der Kartoffelknollen mit dem Namen *Oedomyces leproides TRAB.* bezeichnete[3]).

Im Jahre 1909 stellte aber G. Massee den Organismus auf Grund der Sporenkeimung in die Gattung *Synchytrium;* sonderbarer Weise trat er viel später (1915) trotzdem seiner früheren Meinung (24) p. 100 und p. 102 wieder bei.

Prof. L. Trabut teilte H. T. Güssow (10) mit, daß die erwähnte Rübenkrankheit in Algier von einem ganz verschiedenen Organismus verursacht wird, als jener des Kartoffelkrebses.

J. Percival (1909) verlegte den Pilz in die reichhaltige Gattung *Synchytrium,* als *Synchytrium endobioticum (SCHILB.) PERC.* (28) p. 79.

In demselben Jahre (1909) gibt Dr. E. Riehm (32) p. 211 seiner Ansicht dahin Ausdruck, daß man *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* vorläufig zu den Olpidiaceen stellen müsse.

Einen neueren Irrtum beging G. Massee (1910) in der Meinung (23) p. 100, er habe einen von *Synchytrium endobioticum (SCHILB.) PERC.* abweichenden Pilz vor sich, als er seinen Organismus *Synchytrium solani* benannte. Seine Diagnose jedoch (Saccardo: XXXI. 1912, p. 839) weist keinen wirklichen Unterschied zwischen den beiden Organismen auf, da seine Angaben dieselben sind, welche für *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* bereits bekannt gewesen waren. Also konnte die Art *Synchytrium solani MASS.* weiter nicht bestehen.

Im Jahre 1911 gab W. Bally (1) der Meinung Ausdruck, daß es richtiger wäre, für diesen Organismus eine eigene Gattung aufzustellen.

Im Jahre 1912 meint A. S. Horne (13) p. 368: die Versetzung von *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* in die Gattung *Synchytrium* kann nach dem Stand der gegenwärtigen Kenntnisse nicht zu Recht bestehen.

Einige Forscher, besonders die verdienstvolle Dr. G. Tobler (1913) haben die Meinung ausgesprochen (39), daß *Synchytrium endobioticum (SCHILB.) PERC.* innerhalb der Gattung *Synchytrium* überhaupt eine etwas gesonderte Stellung einnimmt,

---

[3]) P. Voglino: Patologia vegetale, 1924: *Cladochytrium pulposum A. FISCH, Physoderma pulposum WALLR.* — F. Ferraris: Tratto di Patologia e Terapia vegetale, 1926, p. 181: *Entyloma leproides TRAB. (Ustilagineae).*

da bei diesem Organismus einzelne Vorkommnisse nicht mit jenen der echten *Synchytrium*-Arten übereinstimmen. Bei näherer Betrachtung ergab sich nämlich, daß dieser Pilz den *Chytridiaceen* näher stehe. Dagegen behauptet J. Percival (27) p. 445, daß: „der Kartoffelkrebsorganismus in jeder Beziehung mit der Gattung *Synchytrium* übereinstimmt: in der Gestalt der Zoosporen, im Wachstum im Innern des angegriffenen Gewebes, in der Bildungsart der Sporangiensori und auch in der Keimung der letzteren". Deshalb versetzte er diesen Pilz in die genannte Gattung, welche Ansicht später von K. M. Curtis (5) p. 444 bekräftigt worden ist[4]). So gehöre der Organismus nach J. Percivals Auffassung bei näherer systematischer Einstellung in die Untergattung *Eusynchytrium*, wo sich unter anderen auch *Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN* befindet, welche Art nach meiner Beurteilung ebenfalls kein typischer Repräsentant der Eusynchytrien ist, da hier als Dauerzustände einfache Sporangien gebildet werden, aus denen ohne vorhergehende Sorusgestaltung direkt Zoosporen zustande kommen, weshalb dieses Verhalten einen Übergangsfall zu der Gattung *Chytridium* andeutet, wo ausdauernde Sporangienhaufen niemals vorkommen. Dr. G. Tobler (1913) meint (39), dieser Organismus muß einstweilen zur Gattung *Synchytrium* gestellt werden, vielleicht als eine Übergangsform zu den *Olpidiaceen* (39) p. 29; jedenfalls eher hierher, als zu den *Woroninaceen* (12), deren Zoosporen zwei Cilien besitzen und deren Sori erst zur Reifezeit eine Membran aufweisen.

Aus der Veröffentlichung (1919), von C. R. Orton und F. D. Kern (26) ist die Behauptung zu erwähnen, daß die Zoosporen sich um den Kern der Wirtszelle lagern und daß sich erst nach der Verschmelzung dieser eine dünne Membran um den plasmodialen Körper bildet. Dieser Kern degeneriert später und wird schließlich als dunkler Rest im Zentrum des Sporangiums sichtbar (26) p. 15. Auf diesen Punkt werde ich später zurückkommen.

Die Auffassung J. Percivals bekräftigte (1921) Miss K. M. Curtis (5) p. 459. Diese Benennung ist im Laufe der Zeit fast allgemein üblich geworden, in der wahrscheinlichen Voraussetzung, daß der Organismus morphologische Merkmale und physiologische Eigentümlichkeiten aufzuweisen hat, die ohne weiteres mit jenen der Gattung *Synchytrium* als kongruent aufzufassen wären. Die unbestreitbare Gewißheit dieser Behauptung muß jedoch durch nähere Begründung der Tatsachen und Beweise unwiderlegbar festgestellt werden; sofern sich aber eine Behauptung als irrtümlich erwiese, berichtigt werden, um in dieser Frage eine

---

[4]) When first discovered the fungus was named *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.*, but the present usually accepted name is *Synchytrium endobioticum (SCHILB.) PERC.* (Leaflet No. 105, 1928; Ministry of Agric. and Fisheries, Wart Disease of Potatoes).

erwünschte volle Sicherheit zu erlangen. Der Entwicklungszyklus, besonders aber die Art und Weise der Reproduktion ist bei diesem Organismus derartig genau bekannt, daß eine vergleichende Behandlung in dieser Richtung gegenwärtig ohne Schwierigkeiten zu unternehmen ist.

K. M. Curtis (1921) unterscheidet geschlechtliche und ungeschlechtliche Zoosporen, befaßt sich mit ihrer Herkunft, wie auch mit ihrem Verhalten. Die Kopulation der Zoosporen ist hier zuerst von K. M. Curtis (5) beobachtet und beschrieben worden; ferner wird die Migration vor der Sorusbildung eingehend behandelt. Die bisher geleugneten mitotischen Kernteilungen wurden sowohl bei den primären, als auch bei den sekundären Kernen beobachtet.

Nach Dr. E. Köhler (1923) nimmt der Organismus innerhalb der Gattung *Synchytrium* zwischen Formen, die ausschließlich Sori bilden und solchen, die nur den Dauersporangien homologe Sporangien bilden (15), eine Übergangsstellung ein. Dr. E. Köhler bestätigt die mitotischen Teilungen der Kerne verschiedener Stadien. Die vegetative Entwicklung des Dauersporangiums bezeichnet er als dieselbe, wie die der Sori. Hinsichtlich der Frage der systematischen Stellung äußert er sich ebenfalls dahin, daß der Organismus in die Gattung *Synchytrium* zu setzen sei. Im Gallenkörper werden Leitbahnen nachgewiesen, die mit dem Leitbündel des Ausgangssprosses in Verbindung stehen, ferner Bildung von Spaltöffnungen.

Auch Dr. A. Volkart (1923) ist der Ansicht, daß die Bildung von nur 4—9 Sporangien im Sommersorus, die unterirdische Lebensweise des Krebserregers und die auffallende — einzig dastehende — Art der Umgestaltungen des befallenen Organes, gegenüber sämtlichen *Synchytrium*-Arten zu dem Bedenken führen, daß der Krebsorganismus eine besondere Stellung innerhalb dieser Gattung einnimmt (41) p. 9.

F. L. Stevens (1925) erwähnt ebenfalls die Mitosis der primären und sekundären Kerne (38).

Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, wurde die systematische Zugehörigkeit dieses Organismus bisher so verschiedenartig behandelt, daß es berechtigt ist, die bisherigen Eventualitäten klarzulegen und für diesen parasitischen Pilz die ihm entsprechende Stelle im System genau zu bestimmen.

Allgemeine Betrachtungen.

Als Grundlage der folgenden Feststellungen mögen die wesentlichen Punkte im Entwicklungsgang des Kartoffelkrebserregers dienen, und zwar in sämtlichen Beziehungen, auch im Vergleich mit jenen Organismen, die wegen ihrer nächsten natür-

lichen Verwandtschaft in Betracht kommen können. Dabei sollen aber die Vorgänge in den verschiedensten Entwicklungsperioden, besonders die Reproduktionsarten in strengster Weise erwogen und verglichen werden, da sich nur so die Möglichkeit bietet, in die Ähnlichkeiten und in die prinzipiellen Verschiedenheiten der bezüglichen Organismen einen kritischen und exakten Einblick zu gewinnen, und so das biologische Gesamtbild des Krebserregers als Prototypus klar darzustellen. Auf Grund dieses Vergleiches der Eigenschaften und physiologischen Vorgänge kann nachher geschlossen werden, welche Stelle dieser Organismus im natürlichen Verwandtschaftskreis zwischen den nächststehenden Gattungen einnimmt. Um dies aber richtig zu erreichen, müssen alle Phasen der Entwicklung in Einklang mit vergleichenden Schilderungen berücksichtigt und verfolgt werden. Die Einzelheiten im Entwicklungsgang des Krebserregers sind derart vielseitig, daß die Vergleichsmomente in jeder Richtung gegeben sind, um eine vollwertige Beurteilung zu ermöglichen. Doch müssen dabei sämtliche Forschungsergebnisse berücksichtigt werden, umsomehr da von verschiedenen Seiten abweichende Auffassungen veröffentlicht wurden, und da gewisse Beobachtungen, obwohl nur ungenügend bestätigt, demnach als zweifelhaft, oder gar irrtümlich hingestellt worden sind. Daher sollen bei den kritischen Erwägungen in erster Reihe jene Tatsachen berücksichtigt werden, die unstreitbar richtig und erwiesen sind, und somit als exakte Belege verwertet werden können. Dies ist um so mehr von Wichtigkeit, da sich manche Feststellungen einiger Autoren nicht als stichhaltig erwiesen haben. Nur durch eine strenge, für die Beurteilung entscheidende Auseinandersetzung mit sämtlichen Angaben, die für die Beurteilung ausschlaggebend sein muß, kann die Aufgabe gelöst werden. Wenden wir uns nun dazu, den Lebenslauf des Krebserregers in seinen wesentlichen Momenten einer näheren Betrachtung zu unterziehen, so sind die Einzelheiten in der Diskussion nach folgenden Punkten ins Auge zu fassen:

1. Vor allem geben die Meinungsverschiedenheiten mehrerer Forscher Anlaß zur Kritik, denn der in Frage stehende Organismus zeigt ein von der Gattung *Synchytrium* stark abweichendes Verhalten, sowohl in entwicklungsgeschichtlicher, als auch in physiologischer (zytologischer) Hinsicht.

2. Ferner wurde behauptet, daß der Organismus in die Untergattung *Eusynchytrium* gehören solle, und zwar als Übergang zu den *Chytridien.*

3. An anderer Stelle äußerte man sich dahin, daß der Organismus wieder den *Chytridiaceen* näher stehe.

4. Einer anderen Betrachtung nach wieder müsse der Pilz vorläufig zu den *Olpidiaceen* gestellt werden.

5. Die physiologische Bedeutung der zytologischen Vorgänge, in Bezug auf die mitotischen Teilungen, hielt man für die Systematik als maßgebend, insofern in diesen Verhältnissen gewisse Verwandtschaftspunkte erkennbar seien.

6. Anhaltspunkte zur Bewertung dieser Fragen liefert das beziehentliche Vorkommen und das gegenseitige Verhalten der Sommersori und der Wintersori, sowie der Dauersporangien.

7. Eine nähere Betrachtung verdient das Verhalten der Zoosporen, bezw. die Austrittsweise aus dem Sporangium, wie auch deren weitere Entwicklung.

8. Die Frage der Kopulation zwischen Zoosporen in Bezug auf das weitere Verhalten der Zygoten.

9. Die Lage und Verteilung des Parasiten im Wirtsgewebe (Sommersporangien und Dauersporangien).

10. Die spezifische Bildungsart der kataplasmatischen Gallen zeigt evidente Abweichungen von *Synchytrium*-Gallen, was einer näheren Betrachtung unterzogen zu werden verdient.

Spezieller Teil.

I. Ontogenese des Krebsorganismus.

Die Entwicklung beginnt mit dem Heraustreten der Zoosporen aus überwinterten (oder eine kürzere Ruhepause erfahrenen) Dauersporangien. Die Zoosporen bilden das Anfangsstadium, den Ausgangspunkt der ontogenetischen Entwicklung, sie allein stellen die aktiven Infektionskörper dar. Bei dem Eintritt der Zoospore in die Wirtszelle bildet sich ein kleiner protoplasmatischer Körper (Prosorus), welcher vom Cytoplasma der Wirtszelle umgeben ist. Dieser plasmodiumartiger Prosorus nimmt an Größe mehr und mehr zu, bis er infolge seines Wachstums die Wirtszelle beinahe ausfüllt, rundet sich dann ab und erhält eine dünne, aber deutlich vorhandene Membran. Der Primärkern des Prosorus teilt sich mitotisch, die entstandenen Tochterkerne ebenfalls usw., bis sich eine größere Anzahl von kleinen Kernen gebildet hat. Der Prosorus besitzt jedoch nur eine einfache Membran, welche im ausgewachsenen Zustand zuweilen — nämlich, wenn ein Sporangienhaufen sich bilden soll — eine Öffnung erhält, durch die der ganze Inhalt in den freien Raum der Wirtszelle hinaustritt (Migration) und sich mit einer neuen Membran umgibt. Hierauf teilt sich der ausgetretene Inhalt in wenige ungleiche Portionen, welche zu Sporangien werden. Die umhüllende Membran nimmt an Dicke allmählich zu und zeichnet sich durch die Reifestruktur aus. In solchen Fällen aber, wenn aus dem Prosorus die Bildung eines

Dauersporangiums eintreten soll, erfolgt keine Migration, sondern der Prosorus wandelt sich unmittelbar zu einem Dauersporangium um, dessen Inhalt bis auf die darin entstandenen Zoosporen von der ursprünglichen Wand umschlossen bleibt. Nur im Zeitpunkt des Austrittes der Zoosporen öffnet sich die Wand.

In den meisten infizierten Zellen befindet sich ursprünglich ein Plasmodium, das allmählich umgewandelt wird: entweder in einige goldbraune, dünnwandige Sporengehäuse (Sporangien), die je eine unzählige Menge von Zoosporen enthalten, oder aber in

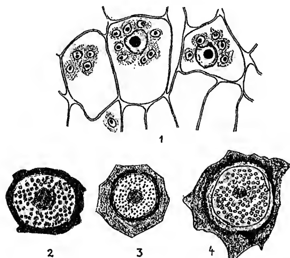


Fig. 1.

Chrysophlyctis: 1 Zellen aus einer Krebsstelle der Kartoffelknolle, in zwei Zellen wird der Zellkern angeblich von dem plasmodialen Prosorus des Pilzes umlagert (700 Vergr. nach Orton und Kern); 2 Dauersporangium, in der Mitte der angebliche Rest des Wirtszellenkernes (700 Vergr. nach Orton und Kern; 3 Dauersporangium in anfänglichem Zustand der Zoosporenprimordien (200 Vergr. nach Curtis); 4 dasselbe in anderer Stufe der Entwicklung (210 Vergr. nach Percival).

ein einziges dickwandiges Dauersporangium, das zur Überwinterung dient. Innerhalb einer Wirtszelle können jedoch die Prosori nach dem Eindringen mehrerer Zoosporen in entsprechender Anzahl vorkommen; oft wurden 12 oder noch mehr beobachtet (26) p. 11. Angeblich zeigen diese die ausgeprägte Tendenz, sich um den Kern der Wirtszelle zu lagern (Fig. 1, 1). Es wird ferner behauptet (26) p. 12, daß sich die aus den Zoosporen entstandenen Körper zu einer Masse vereinigen können. Bei dieser Fusion bleiben die Pilzkerne isoliert (Fig. 1, 1). Nach der Mitteilung von C. R. Orton und F. D. Kern behält während der Bildung des Dauersporangiums der einverleibte Kern (!) der Wirtszelle seine Größe und Gestalt bis zur Zoosporenbildung; indessen verliert er unter dem Einfluß des Parasiten seine Turgeszenz; seine Membran

fällt zusammen und er ist dann zwischen den Zoosporen im Zentrum des Sporangiums als dichte Fleckmasse (!) zu beobachten. Solcher zytologischer Fall von Parasitismus wäre nach C. R. Orton und F. D. Kern unter den Pflanzen entschieden neu (26) p. 16. Wie an einer anderen Stelle dieser Arbeit erwähnt wird (Die zytologischen Vorgänge), ist diese Ansicht, daß nämlich der parasitische Organismus den Kern der Wirtszelle einverleibe, irrtümlich.

Es können also aus den ursprünglichen Thalluszellen des Pilzes zwei Arten von Sporangien gebildet werden: entweder Sporangiensori (Sommersori), die sofort keimen, oder dickwandige Einzelsporangien (Wintersporangien, Dauersporangien), die sich nur nach einer Ruheperiode weiter entwickeln. Jedes Sporangium, sowohl im Sommersorus, als auch das Dauersporangium enthält mehrere Hundert fast kugelige, eingeißelige Zoosporen von 1,5—2.4 μ Durchmesser. Der Körper der Zoospore zeigt amoeboide Aktivität, dagegen ist der Geißel verhältnismäßig unbewegt. Gelegentlich kommt eine Kopulation der Zoosporen vor.

Diesen allgemeinen Bestimmungen sollen nähere Erörterungen über die Reproduktionskörper folgen, insofern die Hauptmerkmale in der Entwicklung des Parasiten in diesen aufzufinden sind. Hienach sollen die betreffenden Vorgänge auch außerhalb der Familie der *Synchytriaceen* zugleich bei den sonstigen nahe verwandten Familien betrachtet werden.

II. Einteilung der Gattung Synchytrium.[1])

Familie: *Synchytriaceae:* Vegetationskörper zuerst nackt, dann frühzeitig behäutet, mit chitinartiger Membran. Fruchtkörper endogen. Durch simultane Teilung, Zerklüftung des Inhaltes entsteht ein Haufen (Sorus) oder eine Reihe von Zoosporangien. Sporangien im Innern von Pflanzen. Dauersporangien entweder aus einem ganzen Fruchtkörper gebildet, oder nach Teilung desselben einen Sorus von Dauersporangien darstellend, in denen wiederum Zoosporen (mit 1 Cilie) entstehen.

Gattung: *Synchytrium* De Bary und Woronin: Der Thallus eines Individuums sitzt in einer Wirtszelle und füllt sie allmählich aus. Zoosporen dringen in das Gewebe der Wirtspflanze und bilden ein Plasmodium, welches sich abrundet. Fruchtkörper endogen, rundlich. Aus jedem erwachsenen Fruchtkörper entstehen Sporangiensori, welche durch unmittelbare Teilung des gesamten Fruchtkörpers (Initialzelle) gebildet werden und von der farblosen Membran der Mutterzelle umschlossen sind; Einzelsporangien dicht gelagert, durch den gegenseitigen Druck vielkantig, oft unregelmäßig gestaltet. Entleerung durch eine kurze *warzenartige Mündung.* Zoosporen rundlich, mit einer Cilie. Dauersporangien aus einem erwachsenen Fruchtkörper gebildet; Membran dick, braun. In dieser Gattung wird eine dritte Reproduktionsform gebildet u. zw. ein Dauersporangiumsorus (27) p. 439.

[1]) Die *Synchytriaceae* gehören nach neuerer Auffassung in die Klasse der „Archimycetes", als niederste Gruppe der Fungi, welche den früheren Myxochytridiales entsprechen.

Obzwar dieser in den überwiegenden Fällen vorkommt, wird anstatt der Dauersori oft ein einfaches Dauersporangium gebildet *(Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN)*. Je nachdem die Zerteilung des Inhaltes zu Sporangien im Fruchtkörper selbst stattfindet oder erst nach dem Austritt des Inhaltes außerhalb desselben, unterscheidet man die beiden Untergattungen: *Synchytrium* im eigentlichen Sinne und *Pycnochytrium* (=*Haplochytrium*).. Meist vergrößert sich die befallene Zelle abnorm und ragt über die Umgebung hinaus; sehr häufig vergrößern sich auch die Nebenzellen stark, wodurch schwielen- oder perlenartige Gallen gebildet werden, die meist noch gefärbt sind. Parasiten an höheren Pflanzen auf feuchten Standorten, besonders in Frühlingsmonaten oder in regenreichen Sommerperioden.

Übersicht der Untergruppen von Synchytrium (nach G. Tobler).

I. Mehrere Zoosporengenerationen in einem Sommer, zuletzt Bildung eines Dauersorus: *Pleiochytrium*
  A. Bildung der Dauerspore innerhalb der Initialzelle: *Eusynchytrium*
  B. Bildung der Sporangiensori außerhalb der Initialzelle, aber noch auf der lebenden Pflanze: *Mesochytrium*

II. Direkte Bildung einer „Dauerspore" (Dauersorus); Sporangienbildung erst nach Verwesung der Wirtspflanze (Pycnochytrium): *Haplochytrium*
  A. Inhalt gelb: *Chrysochytrium*
  B. Inhalt farblos: *Leucochytrium.*

J. Schröter (6) p. 73 unterschied in der Gattung *Pycnochytrium* drei Untergattungen: *Mesochytrium, Chrysochytrium* und *Leucochytrium,* nach folgender übersichtlicher Gruppierung:

Pycnochytrium: Zoosporangiensori nicht unmittelbar aus dem erwachsenen Fruchtkörper gebildet, sondern dadurch, daß sich der Inhalt des Fruchtkörpers durch eine feine Öffnung entleert und eine dünnwandige Zelle bildet. deren Inhalt in Sporangien zerfällt. Charakteristisch ist ferner die Bildung nur einer Sommergeneration (= *Haplochytrium*). Im übrigen wie *Synchytrium* (Entleerung durch kurze warzenartige Mündung). Dauersporangien aus einem erwachsenen Fruchtkörper gebildet.

Synchytrium (Einteilung) nach J. Schröter.

1. Sporangiensori und Dauersporangien vorhanden: *Eusynchytrium*
   a) Sporangiensori allein in den Nährzellen:
      α) Sorussporangium auf der Nährpflanze fest zum Sorus gebunden, von einer Membran eingeschlossen: *S. taraxaci*
      β) Sorussporangium auf der Nährpflanze sich isolierend, ein Uredo-ähnliches Pulver bildend: *S. fulgens*
   b) Sporangiensori von einer entleerten Zellhaut begleitet, aus welcher sie ausgeschlüpft sind:
      α) Entleerte Zellhaut über dem Sorus, Dauersporen nur in den Nährzellen der Warzen: *S. stellariae*

β) Entleerte Zellhaut unter dem Sorus, Dauersporen zahlreich in den Zellen der Warzenhülle: *S. succisae.*

2. Sporangiensori fehlen, Dauersporen allein vorhanden: *Pycnochytrium.*

Pycnochytrium (Einteilung):

1. Die Entleerung des ursprünglichen Fruchtkörpers und die Ausbildung der Zoosporangien erfolgt bereits auf der lebenden Nährpflanze in der ursprünglichen Nährzelle. Nebenbei werden noch Dauersporangien gebildet: *Mesochytrium.*

2. Es werden nur Dauersporangien gebildet, die erst nach einer Ruhepause und nach der Verwesung der Nährpflanze Zoosporangien bilden:

a) Protoplasma gelb: *Chrysochytrium*
Protoplasma farblos: *Leucochytrium.*

K. M. Curtis (5) p. 458 ist der Meinung, daß der Krebsparasit in die Untergattung *Mesochytrium* gehöre, da seine ganze Entwicklung der Diagnose entspricht. Dieser Behauptung ist entgegenzuhalten, daß sich bei *Mesochytrium* ein Dauersorus außerhalb der Initialzelle bildet, bei dem Krebsorganismus aber das analoge Dauersporangium innerhalb der Initialzelle entsteht. Auch muß bemerkt werden, daß die zu den *Mesochytrien* gerechnete Art *S. wurthii RYTZ* keine dünnwandigen Sori besitzt (39) p. 39 und, daß die Dauersori keiner Ruheperiode bedürfen, weshalb diese Art hier eine isolierte Stellung einnimmt. Ferner soll erwähnt werden, daß bei *Mesochytrium succisae (DE BARY-WORONIN) SCHRÖTER* die Anzahl der Sporangien im Sommersorus eine beträchtliche ist (120—150). Im Sinne der Schröterschen Einteilung ist *Mesochytrium* keine gleichwertige Gruppe der Untergattung *Eusynchytrium,* sondern wird als eine der Untergruppe *Pycnochytrium* untergeordnete Sippe bezeichnet. In dieser Auffassung äußert sich K. M. Curtis an einer anderen Stelle (5) p. 459: der Krebserreger zeigt ohne Ausnahme alle Charaktere von *Pycnochytrium,* weshalb die Beibehaltung des Namens *Chrysophlyctis endobiotica SCHILB.* nicht mehr gerechtfertigt ist. Der Organismus ist entweder mit dem ausgebreiteten Gattungsnamen *Synchytrium* zu belegen, oder mit dem verengerten Gattungsnamen *Pycnochytrium,* je nachdem A. Fischers (31) oder J. Schröters (6) Klassifikation angenommen werden soll. Die Grundlage der Ansicht Schröters, die alte Gattung *Synchytrium* in zwei Untergattungen zu teilen, wobei die eine als Original-Gattung in engerem Sinne den Namen *Synchytrium* behält, die andere dagegen *Pycnochytrium* genannt wird, scheint für den Namentausch nicht genügend fest und sicher zu sein. K. M. Curtis zieht A. Fischers Klassifikation vor, die weitere Gattung *Syn-*

chytrium anzuerkennen; daher kann nicht vorgeschlagen werden, den Gattungsnamen *Synchytrium (DE BARY-WORONIN* in *Pycnochytrium SCHRÖT.* zu ändern.

In der Untergattung *Synchytrium* s. str. befindet sich unter anderen auch *S. taraxaci DE BARY-WORONIN,* dessen Entwicklungsgang unter den *Synchytrium*-Arten entschieden am gründlichsten erforscht ist. Diese Art besitzt Sporangiensori und Dauersporangien, und es wurde festgestellt, daß sich unmittelbar aus diesen die Zoosporen entwickeln. Ausschließlich diese Gruppe, bzw. diese Untergattung könnte als diejenige bezeichnet werden, mit der der Kartoffelkrebsorganismus verglichen werden kann. An dieser Stelle sei auch betont, daß die Gattung *Synchytrium DE*

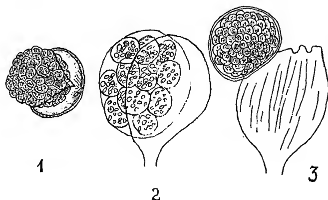


Fig. 2.

Synchytrium: Dauersporangiensori: 1 S. mercurialis, aus der Hülle herausgetretener Sorus (100 Vergr. nach Woronin); 2 S. pyriforme, aus der Wirtszelle entweichender Sorus (280 Vergr. nach Tobler); 3 S. globosum, Sorus in Zusammenhang mit der Wirtszelle (100 Vergr. nach Schröter).

BARY-WORONIN als keine einheitliche aufzufassen ist, da z. B. die Untergattung *Pycnochytrium* im Gegensatz zu *Eusynchytrium* ausschließlich nur solche Dauersporangien aufweist, die einen Sporangiensorus bilden, der als solcher aus der Mutterzelle (Initialzelle) entweicht (Fig. 2). Bei *Pycnochytrium* tritt der Inhalt aus dem Fruchtkörper zu einer freien Öffnung heraus, umgibt sich mit einer feinen Membran und teilt sich dann in eine große Anzahl von Dauersporangien. Dagegen verläßt bei *Eusynchytrium* der Inhalt die Mutterzelle nicht und auch Dauersori werden nicht gebildet. Natürlicherweise ist bei dem untergeordneten *Mesochytrium* ebenfalls die Gegenwart von Dauersori hervorzuheben, die außerhalb der Initialzelle entstehen. Der Krebserreger weicht von *Mesochytrium* in drei Punkten ab: 1. durch den Mangel an Dauersori; 2. durch die Bildung der Dauersporangien innerhalb

der Initialzelle; 3. die Zoosporen entstehen ohne vorhergehende Zerklüftung des Fruchtkörpers.

Von den Untergattungen kann daher nur *Eusynchytrium* insofern in Betracht kommen, da nur in dieser Gruppe manche Beziehungen zum Kartoffelkrebsorganismus nachweisbar sind. Dagegen muß aus den bereits besprochenen Gründen die Untergattung *Pycnochytrium* ganz außer Acht gelassen werden. Die Struktur der dicken Außenwand bei dem Krebsparasiten ist beachtenswert; ferner fand ich die Sporangienzahl der Sori für gering, höchstens fünf (Fig. 4, 1—3). Das gelegentliche Vorhandensein von Einzelsporangien (anstatt eines Sorus) muß betont werden. Bei den *Synchytrium*-Arten dagegen sind die Sporangien im Sommersorus in bedeutend größerer Anzahl, massenhaft vorhanden (Fig. 4, 4—6). Das Vorkommen und die Verteilung des Krebserregers in der Wirtspflanze ist bei der Beurteilung der systematischen Stellung ebenfalls von Belang, da diese Erscheinungen hier ganz andere sind, wie bei den *Eusynchytrien;* außerdem ist in der Entwicklung der Pilzkörper auch eine chronologische Abstufung erkennbar. Im engsten Zusammenhang damit steht eine eigenartige Gallenbildung der erkrankten Knollen. Am auffallendsten ist schließlich bei diesem Organismus die Bildung der Zoosporen, der offenbar keine Zerklüftung[2]) vorangeht (39) p. 29.

G. Massee (22) p. 6 ist der Ansicht, daß der Organismus zu *Synchytrium* gehört. Doch baut er seine Behauptung auf die sogenannte epidermiale Natur des Parasiten und auf die vermeintliche Gegenwart von einer umhüllenden Membran um den ausgestoßenen Inhalt des keimenden Dauersporangiums; beide Anschauungen haben sich als irrtümlich erwiesen. Nur die primäre Infektion ist nämlich epidermial, die später eintretenden sekundären Autoinfektionen aber spielen sich in den tieferen Regionen des kataplasmatischen Gewebes ab; ja selbst die primär infizierten Zellen werden hier bald durch neuentstandene Zellen überwuchert. Während der Keimung des Dauersporangiums platzt hier ferner die Wand einfach auf (Fig. 5), und die Zoosporen entschlüpfen ohne eine einhüllende Membran.

Einteilung der Gattung Synchytrium (K. Schilberszky).

I. Pleiochytrium *(TOBLER):* Dünnwandige Sporangiensori (Sommersori) vorhanden. Diese werden in mehreren Generationen gebildet. Außerdem befinden sich entweder dickwandige Dauersporangien oder Wintersori, welche meistenfalls den Winter überdauern.

[2]) Bei *Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN* bildet sich eine hyaline Membran um den Sorus und nun beginnt seine zur Sporangienbildung führende Zerklüftung.

1. *Eusynchytrium:* Dünnwandige Sporangiensori werden innerhalb der Membran der Initialzelle gebildet: *S. taraxaci*
2. *Mesochytrium:* Dünnwandige Sporangiensori entstehen, nachdem der Inhalt aus der Membran der Initialzelle herausgetreten ist (Migration): *S. stellariae*

II. Pycnochytrium *(DE BARY):* Dünnwandige Sporangiensori fehlen. Es entstehen allein dickwandige ausdauernde Initialzellen, welche am Ende des Winters oder im zeitigen Frühjahr, nach dem Austreten des Inhaltes aus der Membran (nach Verwesung der Wirtspflanze) einen Dauersorus entwickeln:

1. *Chrysochytrium:* Inhalt gelb gefärbt: *S. myosotidis.*
2. *Leucochytrium:* Inhalt farblos: *S. globosum.*

III. Beziehungen zur Gattung Chytridium.

Einteilung der Unterreihe Chytridianeae (Engler-Gilg Syll. 1924:

Cladochytriaceae
Hyphochytriaceae
Rhizidiaceae (Chytridium)
Olpidiaceae
Synchytriaceae
Plasmodiophoraceae.

Familie: *Rhizidiaceae:* Pilzkörper auf ein Rhizoid genanntes primitives Myzel und ein einzelnes Sporangium beschränkt. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporangien und geschlechtliche Fortpflanzung durch Gametenkopulation.

Gattung: *Chytridium:* Sporangien auf den Wirtszellen aufsitzend (exobiotisch) und in diese mit einem schlauchartigen (nicht wurzelartig verzweigten) Myzel eindringend. Dauersporangien im Innern der Wirtszelle am Myzel gebildet, bei der Keimung einen kurzen Schlauch bildend, an dessen Ende ein Zoosporangium entsteht.

Es wurde behauptet, daß der Kartoffelkrebserreger gewisse Beziehungen zu *Chytridium,* bzw. zu der Chytridiaceen-Gruppe erkennen läßt, wobei sogar die besondere Art *Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN* in Betracht genommen wurde. Diese Art bildet bekanntlich Dauerkörper, die Zellen darstellen, aus denen ohne vorhergehende Sporangienbildung Zoosporen entstehen. Solche Formen wären etwa als Übergang zur Gattung *Chytridium* aufzufassen, wo dieses Verhalten sachgemäß ist, die Bildung eines Dauersorus aber niemals beobachtet worden ist.

Noch näher könnte der Krebsorganismus zu den *Rhizidiaceen* (Chytridiaceae) gestellt werden (39) p. 24, bei denen zuweilen auch die dünnwandigen Sommersori Solosporangien darstellen, die dickwandigen Dauersporangien dagegen oft keine Ruheperiode

benötigen, sondern ihre Zoosporen noch im ersten Sommer unmittelbar, also ohne Sporangienbildungen entstehen lassen. Hierher dürfte vielleicht auch *Synchytrium dendriticum FUCK.* gehören, das sich dem Krebsorganismus in gewisser Hinsicht ähnlich verhält; doch bedarf seine Entwicklung noch einer näheren Erforschung. Die vegetative Initialzelle (Primordialkugel) bleibt bei *Chytridium* immer ungeteilt und bildet sich zu einem einzigen Sporangium aus, während sich bei dem Krebsorganismus der Sorus in der Regel durch Teilung des Gesamtkörpers in wenige Sporangien sich entwickelt. Auch soll zu dem Verhalten der Wirtszelle bemerkt werden, daß ihre Vergrößerung bei dem Krebsorganismus viel bedeutender als bei *Chytridium* ist. Außerdem kommen bei dem Krebsorganismus noch die Teilungen der infizierten Wirtszellen und die der pilzfreien Nachbarzellen in Betracht (Fig. 8, 2).

Aus diesen Beobachtungen geht klar hervor, daß die vermeintlichen Anknüpfungspunkte zwischen diesem Organismus und den *Rhizidiaceen,* die nebenbei auch myzelienartige Gebilde aufzuweisen haben, keine näheren Verwandtschaften zulassen.

IV. Beziehungen zu den Olpidiaceen.

Ordnung: *Chytridiineae* (Einteilung):

A. Dauersporangien nur ungeschlechtlich gebildet, selten durch Kopulation von Zoosporen entstehend.
  a) Myzel vollständig fehlend
    I. Sporangien immer einzeln, aus der Gesamtmasse des Fruchtkörpers gebildet: *Olpidiaceae*
    II. Zoosporangien zu Häufchen (Sori) verbunden, durch Teilung des Fruchtkörpers hervorgehend: *Synchytriaceae*
  b) Myzel vorhanden

Familie: *Olpidiaceae:* Myzel oder Rhizoid fehlt. Vegetationskörper (Thallus) nackt, sehr frühzeitig von einem feinen Häutchen umgeben. Aus diesem Thallus entsteht der Fruchtkörper. Sporangien immer einzeln, aus der Gesamtmasse des Fruchtkörpers gebildet. Fruchtkörper endobiotisch, kugelig, ellipsoidisch, selten fast schlauchförmig, bis zur Reife ungeteilt, bei vollem Wachstum ein einfaches Zoosporangium oder durch Isogametenkopulation ein Dauersporangium bildend, in dem sich nach einer Ruheperiode Zoosporen entwickeln.

Olpidiaceae (Einteilung):

A. Fruchtkörper vor der Reife mit amoeboider Bewegung: *Reessia*
B. Fruchtkörper von Anfang an ohne Bewegung:
  a) Sporangien frei in der Wirtszelle liegend
    1. Membran der Sporangien sehr zart, bei der Reife der Zoosporen aufgelöst: *Sphaerita*
    2. Membran fester. Zoosporen durch eine warzen- oder schlauchförmige Mündung entleert

† Zoosporangien kugelig oder ellipsoid
o Sporangien nur mit 1, seltener 2 Mündungen
× Zoosporen mit 1 Cilie, Dauersporangien glatt: *Olpidium*
oo Sporangien mit vielen Mündungen
†† Zoosporangien schlauchförmig
b) Membran der Zoosporangien mit der Wandung der Wirtszelle verwachsen: *Pleolpidium.*

Gattung: *Olpidium:* Fruchtkörper endogen, rundlich. Membran anfangs sehr zart, später deutlich entwickelt. Zoosporangien rundlich, bei der Reife mit einer Mündungswarze oder einem Schlauch die Nährzelle durchbrechend. Inhalt vollständig in Zoosporen zerfallend. Dauersporangien von der Größe und Gestalt der Zoosporangien; Membran dick, glatt.

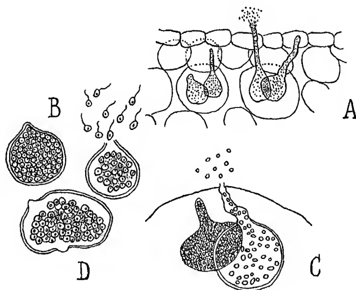


Fig. 3.

Öffnen von Sporangien; A Olpidium brassicae, mit Schlauch (250 Vergr.); B Synchytrium aureum, mit Warze (500); C Olpidium saprolegniae, mit Schlauch (320); D Synchytrium succisae, mit Warze (500).

Vor allem muß hervorgehoben werden, daß bei den in die Ordnung *Chytridiineae* gehörenden *Olpidiaceen* die Sporangien immer einzeln, aus der Gesamtmasse des Fruchtkörpers gebildet werden; dagegen entwickelt sich die Gesamtmasse bei dem Krebsorganismus (den *Synchytriaceen* ähnlich) durch Teilungen zu einem Sporangienhaufen (Sorus); außerdem werden bei den *Olpidiaceen* an den Sporangien warzen- oder schlauchartige Mündungen gebildet, welche die Wand der Wirtszelle durchbrechen (Fig. 3 A und C).

Zuerst stellte *Chrysophlyctis* G. Lindau (7) p. 526 als zweifelhafte Gattung zu den *Olpidiaceen.* Später behauptete T. Johnson (14) p. 131 mit Bestimmtheit, daß der Krebsorganismus zu

den *Olpidiaceen* gehöre und mit *Asterocystis radicis (DE WILD.) PASCH* verwandt sei. Der Krebsorganismus unterscheidet sich auch von *Urophlyctis* dadurch, daß sich der vegetative Körper restlos in ein Dauersporangium verwandelt. Dr. E. Riehm (32) p. 211 ist der Ansicht, daß dieser Organismus vorläufig zu den *Olpidiaceen* gerechnet werden müsse. In der Kryptogamenflora der Mark Brandenburg (V. Band, 1. Heft, 1911) wird der Organismus zwischen *Sphaerita, Asterocystis* und *Olpidium* gesetzt. Auch Behlas (2) p. 781 betrachtet den Kartoffelkrebserreger als eine *Olpidiaceae.* Diese systematische Einstellung ist jedoch durchaus unbegründet, da der Krebsorganismus mit *Olpidium* (als einzig in Betracht kommende Gattung dieser Familie) noch weniger gemeinsame Merkmale aufweist, als mit dem unstreitbar näher stehenden *Eusynchytrium.* Dr. G. Tobler (39) p. 29 ist in der systematischen Beurteilung vorsichtiger, da die scharfsinnigen, auf dem Gebiete der *Synchytrium*-Forschung erworbenen Beobachtungen der verdienstvollen Verfasserin dahin gehen, daß dieser Organismus vorläufig zur Gattung *Synchytrium* gestellt werden müsse, vielleicht als Übergangsform etwa zu den *Olpidiaceen;* jedenfalls eher hierher, als zu den *Woroninaceen* (12), deren Zoosporen zwei Cilien besitzen und deren Sori erst zur Reifezeit eine Membran aufweisen.

Über die Beziehungen des Krebsorganismus zu der Familie der *Olpidiaceen* kann hienach festgestellt werden, daß das gelegentliche Vorkommen des Einzelsporangiums bei dem Krebsorganismus etwa als phylogenetische Erbeigenschaft, ohne jeden näheren verwandtschaftlichen Wert gedeutet werden darf. Was in diesem Verhalten bei den *Olpidiaceen* als allgemeine Regel gilt, kommt bei dem Krebsorganismus nur gelegentlich, als Ausnahmefall vor. Die hier obwaltende Gemeinsamkeit in der Übereinstimmung der Gametenkopulation (Fig. 6) selbst muß überhaupt außer Acht bleiben, da sie in verschiedenen anderen Familien der *Chytridiineae* ebenfalls vorkommt. Das Vorhandensein einer Zygosporenbildung kann allein den *Synchytriaceen* entgegengestellt werden.

V. Die zytologischen Vorgänge.

Die vermeintliche Berechtigung zu einer Abgrenzung der Gattung *Synchytrium* wurde vor allem dadurch begründet, daß die aus der Zoospore entstandene Primordialkugel durch simultane Teilung in zahlreiche, zum Sorus vereinigte Sporangien zerfällt, während sie sich bei *Chytridium* zu einem solitären Sporangium heranbildet (39) p. 2. Das Schicksal des auswachsenden Fruchtkörpers bei *Synchytrium* kann verschieden sein. Entweder bleibt er einkernig und es entsteht soleich um die zarte innere Hülle eine dicke braune, meist chitinartige äußere Hülle; oder es bildet sich ein

Dauersorus (Fig. 2), der in der Regel bis zum Absterben der Wirtspflanze in seiner Wirtszelle verbleibt und erst nach deren Verwesung frei wird. Hernach entwickelt er sich weiter. In der Mehrzahl der Fälle bilden sich Sporangiensori, dagegen bei *S. taraxaci DE BARY-WORONIN* z. B. ein einziges Sporangium. Die Bildung von Sporangiensori wird durch wiederholte Kernteilungen eingeleitet (39) p. 6. Bei dem Krebsorganismus konnten weder J. Percival (27), noch W. Bally (1) p. 117, G. Tobler (39), sowie auch C. R. Orton und F. D. Kern (26) eine erkennbare mitotische Teilung am primären Kern beobachten. J. Percival beschreibt eine stufenweise Zerteilung durch Übertragung des Chromatins in der Form von Körnchen oder Kügelchen, die er für Kerne der neuen Zoosporen hält. Nach J. Percival jedoch kommt in den sekundären Kernen eine unzweifelhafte Mitosis vor, die er auch abgebildet hat; in den Primärkernen hingegen konnte er keine Mitosis beobachten. Die Frage der mitotischen Teilung im Primärkern wurde endgültig gelöst, als Miss K. M. Curtis (5) diese durch eine ausführliche Beschreibung des Prozesses der indirekten Kernteilung nachgewiesen hat. Ich konnte selbst an mehreren Präparaten im Primärkern des Prosorus typische zytologische Vorgänge beobachten, welche ohne Bedenken dem karyokinetischen Verlauf der Kernteilung entsprachen. Mitosen sekundärer Kerne konnte Dr. E. Köhler (15) p. 296 in zahlreichen Fällen beobachten. Nach wiederholten Kernmitosen zerteilt sich das Plasma in Portionen und es werden Sporangiensori gebildet, dann nach einer Reihe von Mitosen endlich Zoosporen, mitunter Gameten entwickelt. Den Einwand W. Ballys (1) p. 117, daß bei dem Krebsorganismus keine mitotische Teilung des primären Kernes vorkommt, muß ich demnach als erledigt betrachten. Es unterliegt somit wohl keinem Zweifel, daß die Behauptung J. Percivals, daß die Gestaltung und Teilung des primären Kernes, sowie die Bildung der sekundären Kerne eng mit den Forschungsergebnissen bei anderen *Synchytrium*-Arten zusammenstimmt, nicht dazu beitragen kann, diesen Organismus in die Gattung *Synchytrium* zu rechnen, da derartige zytologische Vorgänge bei mehreren anderen Gattungen zu finden sind. Es muß jedoch auch betont werden, daß die Kernteilungen bei vielen niederorganisierten Thallophyten mehrere Übergänge zwischen Amitosen und Mitosen zeigen, indem der anfängliche Zustand der Mitose oft der Amitose ähnlich ist und eine scheinbare direkte Kernteilung *(Promitosis)* darstellt. Die Annahme einer Amitose (einfache Einschnürung) während der Sporangienbildung halte ich bei diesem Organismus schon deshalb für ausgeschlossen, da die Amitosen fast allgemein nicht mit Zellvermehrungen, sondern mit Zellstreckungen verbunden sind. Nach meiner Kenntnis stellen sich Amitosen oft auch in solchen Fällen ein, wo der Zellkern sich zur mitotischen Teilung an-

zuschicken beginnt; dieser Vorgang stellt sich ferner infolge ungünstiger Umstände ein, wobei sich der Zellkern entweder einfach einschnürt *(amitosis pathologica)*, oder dort, wo die Zelle gealtert ist *(amitosis senilis)*. Amitosen sehen wir meist in alternden Zellen, welchen keine Teilung mehr bevorsteht, wobei Lininund Nucleolus-Substanz zunehmen, das Chromatin aber keine entsprechende Vermehrung mehr erfährt[3]). Amitosen finden sich auch in den vielkernigen Zellen, die in Älchengallen zu enormer Größe heranwachsen können[4]); auch hier also, wo in den ausgedehnten Zellen ebenfalls keine Teilungen mehr eintreten. Wenn manche Forscher Amitosen zu finden gemeint haben, so kann vielleicht damit darauf hingewiesen werden, daß die indirekte Kernteilung nicht immer normal vor sich geht und zumal auch amitosen-ähnliche Vorgänge *(Pseudo-amitosen)* zustande kommen. Die amitotische Kernteilung scheint insofern irreversible Veränderungen des Zellkernes anzudeuten, als die amitotisch entstandenen Tochterkerne nicht mehr zur karyokinetischen Teilungsart zurückkehren können (Dr. E. Küster).

Hieraus ergibt sich, daß die Vorgänge bei der Kernteilung in diesem Falle zur Beurteilung der Systematik der erwähnten Organismen unverwendbar sind.

Im Innern des runden vegetativen Körpers liegt ein mächtiger Kern, der einen kugeligen Nucleolus enthält, in dem das ganze Chromatin konzentriert ist. Während der vegetativen Entwicklung gibt der Nucleolus Chromatin in den Kernraum ab, das die Kernhöhle durchwandert und in Granulaform in das bisher chromatinfreie Cytoplasma übertritt *(Chromidienbildung)*. Hierauf schickt sich der primäre Kern zur Mitose an. Der Teilung des Primärkernes folgen rasch weitere mitotische Teilungen der Tochterkerne. Nach 5—6 Teilungen, bei denen sich der Plasmakörper in einige Portionen teilt, kommt es zur Bildung von Sporangienanlagen (Sommersori). Es erfolgen nun weitere Kernteilungen, bis endlich das Chromatin auf die reifenden Zoosporen verteilt ist (15) p. 290.

J. Percival erwähnt, daß sich bei dem Dauersporangium eine Kerndegeneration einstellt, indem der Kernraum an seiner Peripherie allseitig mehr und mehr einsinkt; der Kern schrumpft zusammen (Fig. 1, 3), bis er schließlich im Innern als unförmige Zusammenballung zu finden ist. Offenbar wurde der Kern nach der Chromatinausstoßung funktionslos, weshalb er zugrunde geht. Ferner wird an anderer Stelle erwähnt, daß die Untersuchungen zu einer ganz eigentümlichen Deutung im Entwicklungsgang des Krebsorganismus führten. C. R. Orton und F. D. Kern (26)

---

[3]) Dr. E. Strasburger: Wiener Festschrift, 1908. S. 24.
[4]) Tischler: Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., 1901. S. 95.

p. 12 behaupten, daß der schon innerhalb des jugendlichen Organismus bemerkbare große Kern der Wirtszelle angehörig sei (!) und von dem Organismus vollständig umschlossen wird (Fig. 1, 1). Diese Ansicht wird angeblich durch die Beobachtung unterstützt, daß die genannten Forscher verschiedene Stadien dieses Prozesses erkannt haben (26) Fig. 4, und dadurch, daß „dieser Kern mit den normalen Kernen der Wirtszellen in der Struktur und Größe, sowie durch die völlige Teilnahmslosigkeit (!) bei der Zoosporenproduktion des Pilzes übereinstimmt. Sie erscheinen später zwischen den Zoosporen als eingeschrumpfte dunkle Körper, in denen der Nucleolus noch zu sehen ist (Fig. 1, 2—4). Die undeutlichen dichteren Körper des netzartigen Pilz-Cytoplasmas sind Pilzkerne, die durch Teilungen von jenen Kernen entstanden sind, die von den infizierenden Zoosporen stammen". — Diese eigenartige Einverleibung des Zellkernes (!) durch den Organismus wird von den genannten Autoren als ein eigentümliches Verhalten des Parasiten zum Kern der infizierten Zelle erklärt. Nach diesen Autoren scheint hier zwischen den Zoosporen und dem Kern der Wirtszelle ein Anziehungsreiz zu bestehen. Die erwähnten Forscher behaupten, daß sich die infizierenden Zoosporen um den Kern der Wirtszelle lagern (26), darauf erfolgt bald eine Verschmelzung ihres Cytoplasmas. Nur nach dieser Zellfusion soll eine Membran entstehen, die aber anfangs recht undeutlich ausgebildet ist. Was die vermeintliche Einverleibung des Zellkernes der Wirtszelle in dem Parasiten betrifft, so kann entschieden behauptet werden, daß eine solche hier gar nicht stattfindet. Ich habe Gelegenheit gehabt, unzählige Objekte in den verschiedensten Entwicklungsstadien zu untersuchen und es war mir niemals begegnet, den Wirtszellkern oder je einen anderen fremden Körper im Innern des Pilzes (sei es ein Prosorus, ein ausgebildeter Sommersorus oder ein Dauersporangium) zu finden. Diese Behauptung müsse man um so mehr als eine falsche bezeichnen, da schon die relativen Größenverhältnisse zwischen dem Wirtszellkern und dem kleinen Prosorus dies kaum ermöglichen. Soll das eigentümliche plasmodiale Verhalten für den von Orton-Kern beschriebenen Kern wirklich beobachtet worden sein, so kann dies unmöglich auf den Krebsparasiten selbst bezogen werden, sondern es muß an ein gelegentliches Vorhandensein eines anderen Pilzes gedacht werden (nach Dr. E. Köhlers Ansicht vielleicht an jenes von *Spongospora solani BRUNCH.)*, demnach dürften die genannten Autoren eine Mischinfektion vor sich gehabt zu haben.

Die zytologischen Verhältnisse der vegetativen Entwicklung des Dauersporangiums stimmen im wesentlichen mit jenen der Sommersori überein, mit dem Unterschied, daß die Chromatinausstoßungen bei der Bildung des Dauersporangiums zu einem viel früheren Zeitpunkt einsetzen, sich öfter wiederholen und daß sich

die Membran außerordentlich verdickt. Mehrere Kernteilungen treten nacheinander ein, ohne Zerklüftung des Plasmainhaltes. Gleichzeitig wachsen die im Cytoplasma zerstreuten Chromatingranula zu Zoosporenprimordia heran, die sich weiter zu Zoosporen ausbilden. Die bei der Bildung und Reifung des Dauersporangiums sich abspielenden Vorgänge wurden von K. M. Curtis (5) eingehend studiert. Das Ruhestadium des Dauersporangiums ist dadurch gekennzeichnet, daß die Primordien deutlich sichtbar sind; man erkennt den zentral gelegenen Primärkern, oder vielmehr den Kernrest (Dr. E. Köhler).

Daß manche zytologische Eigentümlichkeiten, wie auch der Typus von Kernteilungen in gewissen Fällen für die systematische Beurteilung von Wert sein können, ist bekannt[5]; aber bei dem Krebsorganismus liegt kein Grund vor, das zytologische Verhalten der Kernteilungen für systematische Zwecke benützen zu wollen.

VI. Der Prosorus.

Aus den überwinternden Dauersporangien gehen im Frühjahr uniciliate Zoosporen hervor, die einzeln in das Innere der Wirtszelle gelangen, dort eine Art von Plasmodium bilden und zu einem kugeligen Körper heranwachsen, der sich erst am Ende seiner vegetativen Entwicklung mit einer zarten, schwach goldgefärbten Membran umgibt. In einer späteren Zeitperiode gelangt die Zygote in gleicher Weise in die Wirtszelle, wie die einfache Zoospore. Auch hier besteht ein Plasmodialzustand des Prosorus insofern, als seine Plasmamasse eine gewisse Zeit hindurch einen membranlosen Körper darstellt. Bei *Chytridium* befindet sich kein nackter, plasmodialer Zustand, hier entsteht unmittelbar ein Zoosporangium oder ein Dauersporangium. Eine derartige Bildung (Prosorus) ist mir auch bei den *Synchytrien* nicht bekannt. Hier beginnt die Zoospore in der Wirtszelle nach erfolgter Abrundung etwas zu wachsen und nachdem die Kernteilungen einige Zeit in schneller Folge angedauert haben, wird um den Inhalt ziemlich früh eine dünne, farblose Membran angelegt (39) p. 5, worauf die zur Sporangienbildung führende Zerklüftung des Inhaltes beginnt (R. A. Harper). Im Gegensatz zu der durch Zerklüftung erfolgten Portionbildung des Plasmas tritt bei dem Krebsorganismus nach den Untersuchungen von K. M. Curtis durch Einschaltung von sukzessive erscheinenden Membranen, die das vielkernige Plasma des Prosorus durchsetzen, eine Segmentierung des Cytoplasmas ein (15) p. 294, welche ohne Zerklüftung vor sich geht. Dies ist ein wesentlicher Unterschied, insofern bei den

[5]) B. Nemeč konnte auf diese Weise *Sorolpidium* von *Synchytrium* trennen; Bull. de l'Inst. de l'Acad. des Sciences de Bohême, 1911.

Synchytrium-Arten eine Zerklüftung der Initialzelle von der Peripherie her zu beobachten ist.

Mit dem Ausdruck „Prosorus“ möchte ich jene Zustände des vegetativen Pilzkörpers bezeichnen, die sich in der Wirtszelle zwischen der Abrundung der Zoospore und den darin beginnenden Kernteilungen — behufs Sporangienbildung — befinden. Als Prosori sind also die vorgebildeten vegetativen Zustände sowohl der künftigen Sommersori, als jene der Dauersporangien zu betrachten. Bei letzteren ist nämlich in Vergleich zur soralen Entwicklung eine vereinfachte d. h. reduzierte Bildung zu ersehen, insofern anstatt eines Sporangiumsorus (als Dauerform) ein einfaches Sporangium sich gestaltet, im Gegensatz zur Mehrzahl der *Synchytrium*-Arten, wo Dauersporangiensori vorhanden sind. Mit der Sporangienbildung muß der Prosorus-Zustand als beendet betrachtet werden. Gewöhnlich liegt nur ein Prosorus in der Wirtszelle doch findet man öfter auch zwei, seltener mehrere. Während der Dauer der vegetativen Epoche ist der Prosorus abgerundet und nackt, jedoch ohne eine amöbenähnliche Gestalt und Eigenschaften, wie dies von mancher Seite wiederholt beschrieben wurde. Dieser runde Körper enthält einen Kern, der sich bald vergrößert. Erst kurz vor der Sorusbildung entsteht um ihn eine Membran, die lichtgoldbraun gefärbt ist. Vor der Membranbildung sind morphologische Verschiedenheiten der Sporangientypen am Prosorus nicht wahrzunehmen. Gelegentlich kann aber eine zeitliche Verschiebung in der Entstehung der primären Membran des Prosorus beobachtet werden. Nachher erfolgt im Falle einer Sorusbildung, innerhalb von vier Stunden das Austreten des Prosorusinhaltes durch eine enge Pore aus seiner Membran (Migration) in den freien Raum der Wirtszelle. In dieser Periode stellt sich, offenbar durch einen Reiz, der von der nekrotischen Wirtszelle ausgeübt wird, eine rapide Volumenzunahme der Nachbarzellen ein. Bis zur Migration des Prosorusinhaltes sollen die Chromatinausstoßungen aufeinanderfolgen (15) p. 295. Das in der kranken Zelle befindliche Plasmodium wird allmählich umgewandelt entweder in einige goldbraune Sporengehäuse (Sporangien) oder in ein einziges dickwandiges Dauersporangium.

VII. Sommersorus, Wintersorus, Dauersporangium.

Wie bereits vorher erwähnt (*Synchytriaceae*-Diagnosis), sind für die Gattung *Synchytrium* von J. Percival drei Formen von Fortpflanzungsorganen (27) p. 439 besprochen worden: 1. Sommersporangiensori, 2. Wintersporangiensori und 3. Dauersporangien. Der Krebsorganismus bildet von diesen bloß zweierlei Fortpflanzungskörper: ungeschlechtlich entstandene Sommersporangiensori und geschlechtlich entstandene Zygosporangien (Dauer-

sporangien). Das nahestehende *Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN* besitzt ebenfalls nur diese zwei Sporangienformen; aus den letzteren gehen unmittelbar Zoosporen hervor, indem das entwickelte Dauersporangium innerhalb der Initialzelle sich bildet.

Die Entwicklung der Anfangsstadien der Sporangiensori und der Dauersporangien ist ganz gleichartig. Sowohl die infizierenden Zoosporen, wie auch die Zygoten stellen eine nackte Kugelgestalt dar. Auf diese Weise bildet der Krebsorganismus nach dem Eindringen in die Wirtszelleepidermis zunächst einen einkernigen Prosorus, in dem die erfolgten Kernteilungen zuerst Sporangienmutterzellen entstehen lassen (Sorusbildung), innerhalb dieser Zoosporen-Initiale (Protosporen). Nach der Art und der Anzahl der Kernteilungen findet man entweder dünnwandige Sporangiensori oder Dauersporangien. Bei der Sorusbildung wächst der Prosorus rasch zu einer bedeutenden Größe heran, es kommt zur Abstoßung der ursprünglichen Membran, der Gesamtinhalt wandert durch eine in der Membran gebildeten Öffnung in den Wirtszellenraum hinaus *(Migration)*, wonach derselbe eine neue Membran um sich bildet. Nach mehreren mitotischen Kernteilungen teilt sich das Protoplasma in einige Portionen, aus welchen die Sporangien entstehen. Jedes Sporangium besitzt seine eigene zarte Membran, in welchen 200—300 winzige Kerne gebildet werden, die je das Zentrum einer Zoospore sind.

Aus dem Bericht J. Percivals (27) geht nicht mit Gewißheit hervor, ob sich der Sorus bei dem Krebsorganismus innerhalb der Membran der Initialzelle entwickelt, wie bei *Synchytrium.* Bei dem Krebsorganismus werden zu Beginn der Vegetation Sporangientypen gebildet, die durchsichtige Säcke darstellen, von denen jedes allein zugegen ist, oder meist zu 2—5 beisammen einen Sporangiensorus bilden (Fig. 4, 1—3). J. Percival (27) vermochte nicht nachzuweisen, daß die kleinzähligen Sporangien nicht ganz das Ergebnis der Segmentation des vegetativen Prosorus sind, wobei jedes Segment ein vollständiges Sporangium darstellt. Die Entstehung dieser Sommersori ist hauptsächlich in den Monaten Mai und Juni zu beobachten. Die Sporangiensori bei dem Krebsorganismus entwickeln sich rasch; die Zeitspanne zwischen der Bildung der Zoospore und dem daraus entstandenen keimfähigen Sporangium dauert 10—12 Tage. Die Entwicklung der Dauersporangien nimmt erheblich längere Zeit in Anspruch.

Die gelegentlich vorkommenden dünnwandigen Einzelsporangien sind als Ausnahme zu betrachten und müssen selbstverständig als mit den Sommersori vollkommen gleichwertige, obzwar reduzierte Fortpflanzungskörper gedeutet werden; ein Umstand, der bei der systematischen Beurteilung der *Synchytriaceae* als akzidentaler generischer Unterschied in Erwägung kommen kann. Dünnwandige Einzelsporangien sind mir bei den *Synchyt-*

rium-Arten nicht bekannt. Überhaupt kann man mit dem *Synchytrium*-Sommersorus auch in morphologischer Hinsicht, besonders aber was die Anzahl der gebildeten Sporangien betrifft, keine maßgebende Übereinstimmung finden. Bei den *Synchytrium*-Arten enthalten die Sommersori gewöhnlich eine sehr bedeutende Menge von Sporangien, deren Anzahl je nach den Arten über 200 (bei manchen 30—40) sein kann (Fig. 4, 4—6). Bei dem Krebsorganismus sind die Sporangien (2—5) im Sorus meist unregelmäßig gestaltet und je nach der gegenseitigen gedrängten Lage innerhalb der Sorusmembran verschiedenartig abgeplattet oder deformiert;

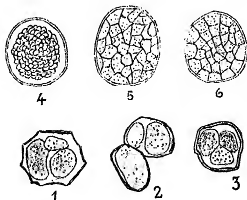


Fig. 4.

Chrysophlyctis: Sommersporangiensori: 1 drei Sporangien im Sorus; 2 in einem Sorus zwei Sporangien, im anderen ein einzelnes; 3 drei Sporangien im Sorus (160 Vergr. nach Percival). *Synchytrium:* Sommersporangiensori: 4 S. aureum (50 Vergr.); 5 S. stellariae (190 Vergr.); 6 S. mercurialis (180 Vergr.). In den beiden letzteren Figuren ist die Aufteilung des Sorusinhaltes in kleine polyedrische Segmente veranschaulicht.

infolgedessen kann die farblose dünne Membran der Sporangien einseitig konvex, zum Teil abgeflacht oder auch konkav eingebuchtet sein. Die Solosporangien hingegen sind in ihrer Gestalt oval oder ellipsoidisch sackförmig, an ihrer ganzen Oberfläche mehr gleichmäßig abgerundet; sie besitzen eine viel mehr regelmäßige Gestalt, als jene der Sori (Fig. 4, 1—3).

Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, richtet sich die Ausbildung der Sommersori sowohl nach der Form, wie auch nach der Größe der Wirtszelle. Derselbe Umstand beeinflußt auch die formale Ausbildung der einzelnen Sporangien im Sorus selbst. Man kann mitunter zwei oder drei regelmäßig abgerundete Sporangien im Sorus finden; es kommt aber nicht selten vor, daß in dem engen Zellraum der Wirtszelle das eine oder andere der Schwestersporangien infolge des Druckes eine seichte oder tiefere Einbuchtung am Nachbarsporangium erscheinen läßt, wodurch verschiedenartige unregelmäßige Gestalten zustandekommen können. In den Sori mit 4—5 Sporangien ist die Unregelmäßigkeit der Sporangiengestaltung bedeutend häufiger, als in den Fällen, wo weniger Sporangien zugegen sind. Was nach diesen Hinweisungen die schwankenden Größenverhältnisse der Sori, wie auch jene der

darin befindlichen Sporangien betrifft, möchte ich hier durch einige Messungresultate (μ) erläutern:

Sommersorus	Sporangium im Sorus	Solosporangium
75 × 50	62 × 87	75 × 47
100 × 47	31 × 19	69 × 45
81 × 72	50 × 44	71 × 52
94 × 68	49 × 26	73 × 49
86 × 54	38 × 25	64 × 41

Die Entstehung von dünnwandigen Solo-Sporangien (Fig. 4, 2) anstatt eines Sporangiumsorus würde ich vielleicht auf beschränkte, d. h. auf mangelhafte Ernährung zurückführen; ein ähnlicher Fall liegt — den Verhältnissen entsprechend — auch bei jenen Sori vor, bei denen sich nur 2—3 Sporangien ausbilden, während bei den 4—5 sporangialen Sori ein noch mehr gesteigerter Nährstoffverbrauch angenommen werden kann. Hiefür spricht ferner auch



Fig. 5.

Chrysophlyctis: ausgebildete Dauersporangien innerhalb mit massenhaften Zoosporen; das die dicke Sporangiumwand umhüllende Episporium ist ein Derivat der Wirtszelle; das letzte Sporangium in aufgerissenem Zustand (200 Vergr.). Original.

der Umstand, daß sowohl bei den Solo-Sporangien, als auch zwischen den Sporangien im Sorus selbst gewisse nicht unbedeutende Größendifferenzen vorkommen, und daß es sich demnach in diesen Fällen im Laufe der Entwicklung des Fruchtkörpers um Ausbleiben der Teilung, bzw. um eine schwankende Teilungskapazität des vegetativen Pilzkörpers handelt. Die Solo-Sporangien sind aus diesem Grunde verhältnismäßig immer größer, als die Sporangien der Sori (Fig. 4, 1—3).

Bei *Synchytrium* entstehen die Sporangien während der Bildung des Dauersporangiumsorus außerhalb der Initialzelle, nachdem sich in der dickeren äußeren Membran ein Loch bildet (39) p. 6, durch das die Auswanderung stattfindet. Die Einzelform des Dauersporangiums ist bei dem Krebsorganismus (Fig. 5) — im Laufe der phylogenetischen Entwicklung — als auf ein einziges Sporangium reduzierter Wintersporangiumsorus (Dauersorus) aufzufassen, analog mit dem jeweiligen Ausnahmefall bei diesem Organismus, wo anstatt eines Sommersorus nur ein einziges Sporangium gebildet wird. Bei den betreffenden *Synchytrium*-Arten

ist die Gestaltung von Dauersporangiensori als eine Stabilisation der ursprünglich obwaltenden Tendenz zur Sorusbildung zu betrachten. Den vollständigen Mangel an solchen Dauersori bei dem Kreborganismus möchte ich als einen negativen generischen Unterschied bezeichnen.

Die Dauersporangien[7]) kann man im Anfangsstadium von den fast gleicht großen Sorus-Initialen dadurch erkennen, daß ihre Membran sich mit Gentianaviolett stark färbt und daß die Chromatinkörper sehr bald in größerer Zahl sichtbar sind. Der Primärkern degeneriert, ohne sich zu teilen, schrumpft ein und bildet im Zentrum des Dauersporangiums einen lichteren Körper.

Die meisten Pilzkörper, die man im Sommer findet, sind Dauersporangien (Fig. 5). Sie sind in den peripherisch gelegenen 6—8 Reihen des erkrankten Knollenteiles in großer Anzahl vorhanden. Die dickwandigen Dauersporangien, welche in der vorgeschrittenen Vegetationszeit, um die Mitte und in der zweiten Hälfte des Sommers in übermäßiger Anzahl gebildet werden, haben einen Durchmesser von 50—80 μ. Sie überdauern den Winter, oder können sich auch gleich weiter entwickeln. Aus den Dauersporangien werden unmittelbar Zoosporen gebildet. Der Fall gleicht dem der Art *Synchytrium taraxaci DE BARY-WORONIN,* wo die sogenannten „Dauerzysten“[8]) Sporangien darstellen, aus denen unmittelbar Zoosporen hervorgehen. Hier liegt ein von der Regel abweichender Entwicklungsgang vor, der hervorgehoben werden soll. Der Prosorus wandelt sich innerhalb der Initialzelle restlos in ein Dauersporangium.

Das junge Dauersporangium bildet an seiner Oberfläche schon sehr früh eine zwar zarte, doch deutlich doppelt konturierte Membran aus. Bald beginnt die Verstärkung dieser primären Membran, was für das Dauersporangium bezeichnend ist. Unterhalb der Primärmembran bildet sich nämlich die unter der Membran liegende Plasmaschicht in eine Membransubstanz um. Schließlich ist die ganze Verhärtungszone in eine homogene, goldgelbe, starre Membran umgewandelt, deren Dicke 1,8—2,2 μ beträgt (Fig. 1, 3—4). Innerhalb der goldgelben Außenmembran entsteht dann noch eine schwächere, biegsame Innenmembran. Dabei kommt

---

[7]) In der Fachliteratur findet man anstatt dem „Dauersporangium“ den Ausdruck „Sporocyst“, es wird unentsprechenderweise auch „Dauerspore“, ja selbst „Spore“ angewendet.

[8]) Ich glaube, man müsse konsequent eine genauere Entscheidung der Dauerzustände bei den *Synchtrium*-Arten nomenklatorisch anwenden. Es soll von „Dauersori“ nur in den Fällen gesprochen werden, wo ein wirklicher Sporangienhaufen gebildet wird (z. B. *S. aureum SCHRÖT.),* während bei jenen Arten (*z. B. S. taraxaci DE BARY-WORONIN*), wo dem Dauerzustand ein einziger Fortpflanzungskörper entspricht, soll derselbe als „Dauersporangium“ bezeichnet werden.

es noch zur Bildung einer Hülle, die aus den Resten der abgestorbenen Wirtszelle besteht (15) p. 299. Nach der Reife des Dauersporangiums bildet sich in der besonderen, dicken, goldgelben Hülle durch unregelmäßiges Aufreißen ein radialer Schlitz (Fig. 5); bei *Synchytrium* hingegen entstehen durch Quellung der vorher aufgetriebenen oder verdickten Stellen runde Öffnungen (*DE BARY* und *WORONIN*). Die Ausbildung dieser Dauersporangien bei dem Krebsorganismus verdient besondere Beachtung, indem die Wand schließlich aus drei Schichten besteht, aus zwei inneren pilzbürtigen und einer dritten äußeren chitinartigen, die an der Oberfläche nicht glatt, sondern gestreift, gefurcht und unregelmäßig mehrkantig ist. Diese braunen Streifen oder schmalen Bänder stellen in der Ausbildung eine Art Episporium dar (Fig. 5), das während der Reife des Sporangiums zustande kommt und aus den Plasmaresten und der Wirtszellenwand besteht. Dieses Episporium ist also ohne eine dritte Verdickungsschicht der eigentlichen Sporangiumwand gestaltet. Abgesehen von diesem, mehr oder weniger künstlichem „Episporium", kann von einer runden Form und einer Glattheit der Sporangiumwand gesprochen werden.

In dieser spezifischen Hülle befindet sich ein kugeliger Körper von 40—50 μ Durchmesser, der ein wabiges Protoplasma, farblose Öltropfen und einen Kern enthält, der ungeteilt bleibt. Form und Größe der Dauersporangien ist äußerst verschieden, in Betracht der äußeren Hülle, die sich aus den Wänden und dem Inhaltsrest der abgestorbenen Wirtszelle gestaltet und mit der eigentlichen dicken Sporangiumwand zu einer mechanisch einheitlichen Masse verkittet ist. Auch die Sporangien selbst zeigen mindere Schwankungen in der Größe und Gestalt (Fig. 5). Bei *Synchytrium dendriticum FUCK.* ist mir ein einziger ähnlicher Fall bekannt, wo die äußere gelbliche Hülle ebenfalls der Wirtszelle angehörig ist, mit dem Unterschied jedoch, daß hier der Pilzkörper locker in der Wirtszelle liegt, indem die Nährzelle stark erweitert ist. Bei dem Krebsorganismus schmiegt sich diese Hülle eng an und scheint einen einheitlichen Komplex mit der Sporangiummembran zu bilden. Diese Ähnlichkeit, wie auch die Gegenwart der Pilzkörper in den tiefer gelegenen Gewebezellen bei *S. dendriticum FUCK.* lassen vermuten, daß die Art etwa in den Formenkreis von *Chrysophlyctis* gehört (39) p. 29.

Sporangienbildungen.

Abgesehen von einzelnen Ausnahmen hinsichtlich der Sporangiumformen bei den *Synchytrium*-Arten kann die Gegenwart verschiedener Sporangien bei *Pleiochytrium* in Bezug auf *Chrysophlyctis* in folgender Übersicht veranschaulicht werden:

Eusynchytrium:

a) *Sommersori:* Sporangienbildung innerhalb der Initialzelle
b) *Dauersori:* nicht vorhanden
c) *Dauersporangien:* innerhalb der Initialzelle gebildet.

Mesochytrium:

a) *Sommersori:* Sporangienbildung außerhalb der Initialzelle
b) *Dauersori:* außerhalb der Initialzelle gebildet, es entsteht in der äußeren dicken Membran ein Loch
c) *Dauersporangien:* fehlen (gelegentlich vorhanden).

Chrysophlyctis:

a) *Sommersori:* Sporangienbildung außerhalb der Initialzelle; anstatt Sommer-*Sori* werden mitunter auch einzelne, Solo-Sporangien gebildet
b) *Dauersori:* nicht vorhanden
c) *Dauersporangien:* innerhalb der Initialzelle gebildet.

Sowohl die Dauerkörper, als auch die anderen Formen stellen Sporangien dar, in denen sich nur eben nach kürzerer oder längerer Periode unmittelbar Zoosporen entwickeln. Die dickwandigen Sporangien unterscheiden sich von den dünnwandigen durch die Größe des primären Kernes, der bei den ersteren 16—18 μ, bei den letzteren aber durchschnittlich 22—23 μ Durchmesser beträgt. Die Mehrzahl der Dauersporangien keimt erst nach einer Überwinterung im nächsten Jahr. Ein geringer Prozentsatz derselben vermag bereits im Jahre ihrer Bildung zu keimen, nach einer Ruheperiode von wenig Wochen. Eine kleine Anzahl von Dauersporangien kann viel länger als ein Jahr im Ruhestand verharren. Die längste Zeitdauer der Ruhe ist noch nicht festgestellt, weshalb aus dem Gesichtspunkte der landwirtschaftlichen Züchtung bisher keine endgültigen und verläßlichen Erfahrungen insofern bekannt sind, nach welchem Zeitablauf ein bereits verseuchter Boden noch infizierend nachwirken kann.

In Belang der Zeitdauer möchte ich dennoch auf zwei konkrete Beobachtungen hinweisen. Fr. Weiß[9]) hatte im Jahre 1920 einen Vorrat von verseuchter Erde aufbewahrt, mit welcher im Jahre 1925 5 Töpfe angefüllt und darin Kartoffeln angepflanzt wurden; in der Erntezeit bekam er in den sämtlichen Töpfen kranke Knollen. E. Schaffnit[10]) erwähnt, daß auf einem verseuchten Kartoffelfeld, auf dem in überwiegender Menge krebskranke Knollen geerntet wurden, man in einem Teil dieses Bodens

---

[9]) Factors of spread and repression in potato wart; United States Department of Agric., Technical Bull. no. 56, 1928.

[10]) Versuche zur Bekämpfung des Kartoffelkrebses im Jahre 1918—19; Zeitschr. für Pflanzenkrankheiten, Bd. 30, S. 59—67.

nach 9 Jahren wieder Kartoffeln baute und krebsige Knollen erntete. Man hat festgestellt[11]), daß die Dauersporangien ihre Lebensfähigkeit bis zu einer Dauer von 10 Jahren behalten können.

Die Dauersporangien vermögen bei Temperaturen von 5 bis 30° C (oder etwas darüber) zu keimen; doch vollzieht sich die Keimung zur Hauptsache zwischen 14—24° C. Das Optimum liegt bei 19—20° C[12]).

Diese Tatsachen stören gewissermaßen die auch sonst nicht bestehende Einheitlichkeit der Gattung *Synchytrium*, indem sie biologische Verschiedenheiten darbieten, die nicht geeignet sind den Krebsorganismus ohne weiteres als ein Glied dieser Gattung aufzufassen und — wie dies die Absicht einiger Forscher war — in die Untergattung *Eusynchytrium* einzureihen, wo bei dem übrigens typischen Repräsentanten *S. taraxaci DE BARY-WORONIN* ebenfalls die unmittelbare Bildung von Zoosporen aus den der Sori analogen Gebilde (Dauersporangium) erfolgt.

VIII. Entstehung und Verhalten der Zoosporen.

Nach der Bildung der Sporangienwände im Sorus teilt sich der Primärkern der einzelnen Sporangien zu wiederholtenmalen mitotisch, bis endlich in den Sporangien 200—300 oder noch mehr, bis 600 winzige Zoosporenkerne entstanden sind (41) p. 7; es erscheinen die Zoosporenanlagen (Protozoosporen), aus denen die Zoosporen hervorgehen. Im Falle einer Dauersporangiumbildung teilt sich der Primärkern nicht; nach stattgefundener Ausstoßung der Chromidien, welche zu Protozoosporen werden, degeneriert er. Außer dem Kern enthalten die fertigen Zoosporen noch einen Blepharoblast (5). Die jungen Zoosporen vergrößern sich und rücken etwas locker auseinander. Im Reifezustand platzt die Membran der Sporangien auf, vielleicht auch infolge des Druckes, der durch die Zellteilungen der benachbarten Zellen entsteht, außerdem wird die gesteigerte Wasseraufnahme der im Reifezustand befindlichen Sporangien unbedingt zu ihrer unregelmäßigen Eröffnung beitragen. Früher oder später reißt jedes Sporangium des Sorus auf, worauf die Zoosporen wimmelnd heraustreten. Bei *Synchytrium* quillt die Membran der Sporangien im Sorus an einer Stelle oder mehreren Stellen auf, wobei an diesen eine sanft erhöhte Öffnung entsteht, die die Zoosporen entläßt. Die Zoosporen des Dauersporangiums können noch im Laufe des Sommers ausschwärmen, meist bleiben sie jedoch im Ruhezustand und entwickeln sich erst nach Überwinterung im nächsten Jahr.

---

[11]) Centralanstalten för Jordbruksförsök, Flygblad no. 133, 1928, p. 2.

[12]) E. Esmarch: Untersuchungen zur Biologie des Kartoffelkrebses, III; Angew. Botanik, Bd. 10, 1928, S. 280—304.

Die kugelig-eiförmigen, eingeißeligen Zoosporen können bei dem Krebsorganismus sowohl von Sporangiensori als auch von Dauersporangien stammen. Die reifen Zoosporen der dünnwandigen Sporangiensori sind untereinander sämtlich gleich, aber kleiner (1,5 μ) als die der Dauersporangien (2—2,2 μ). Die Länge der Zoosporen von den Sori zeigt im Vergleich mit jenen der Dauersporangien eine Differenz von ca. $\frac{1}{2}\mu$. Die Zoosporen der Dauersporangien sollen jedoch nach J. Percival (27) p. 441 nicht ganz dieselbe Größe haben (Anisogameten?). Was die Dauersporangien allein betrifft, so fand ich, daß die ausgebildeten und ausgetretenen Zoosporen alle von gleicher Größe sind. Die neugebildeten jungen Zoosporen vergrößern sich nämlich durch Wasseraufnahme bald nach ihrem Austritt aus dem Sporangium. Wahrscheinlich war es dieser Umstand, der J. Percival zur Beobachtung der ungleich gestalteten Zoosporen führte. W. Rytz (33) beobachtete bei *Synchytrium succisae DE BARY-WORONIN* zwei Arten von Zoosporen: kleinere von 2—3 μ und größere von 4—5 μ Länge, ohne zu wissen, ob dieser morphologischen Verschiedenheit auch eine funktionelle entspricht. Die Zoosporen der Sori und jene der Dauersporangien bei dem Krebsparasiten stimmen nach meiner Beobachtung in ihrem Bau überein. In einer Wirtszelle sind ein oder mehrere Zoosporen zu finden, zuweilen auch mehr als zwölf. Die Zoosporen beider Herkunft verhalten sich in Bezug auf das Eindringen in die Epidermiszelle gleich, indem sie nach beendeter Bewegung anfangs einen membranlosen plasmodialen Körper bilden, der in die anliegende Zelle eindringt, hierauf sich verhältnismäßig rapid vergrößert, wobei der Inhalt der Wirtszelle bald verbraucht wird. Die Infektion bedingende Keimung der Zoosporen erfolgt zwischen 12—24° C, besonders günstig sind die Wärmegrade zwischen 15—22° C.

Bei dem Krebsorganismus werden die Zoosporen im Sporangium ohne voraus stattgefundene Zerklüftung des Protoplasmas gebildet. Man unterscheidet geschlechtliche und ungeschlechtliche Zoosporen. Treten ungeschlechtliche Zoosporen in die epidermiale Wirtszelle ein, so entsteht ein Sorusstadium, und es wird eine beschränkte Hypertrophie der Wirtszelle hervorgerufen. Aus den Dauersporangien entstehen asexuale Zoosporen. K. M. Curtis (5) p. 292 infizierte austreibende Knollen mit Zoosporen aus Dauersporangien, wobei in den Infektionsstellen durchwegs Sori zustande kamen. Aus diesen Beobachtungen kann der Schluß gezogen werden, daß die Zoosporen der Dauersporangien sich nur zu Sori zu entwickeln vermögen. Dagegen sind die in den Sporangiensori entstehenden Zoosporen verschiedenartig: entweder ungeschlechtlich, oder aber sie besitzen die fakultativen Eigenschaften von Gameten. Im letzteren Fall müssen solche Sporangien als Gametangien betrachtet werden. Diese ontogenetisch be-

deutsame Behauptung bedarf aber noch eingehender weiterer Forschungen.

Der Parasit dringt als Zoospore, respektive als Zygote in das Protoplasma der Wirtszelle, wo er sich anfangs in Protoplasmaform befindet und sich in symbiotischer Weise verhält. Erst im Prosorus-Stadium bildet sich um den Pilzkörper eine feste Membran. In diesem Zustand tritt an die Stelle der Symbiose die nekrotisierende parasitische Wirkung, welche die Desorganisierung der Wirtszelle veranlaßt.

Die aus den Sporangiensori hervorgegangenen Zoosporen gelangen im Laufe der Sommerzeit aus den bereits erkrankten Knollen zu den noch gesunden Knollen und rufen daselbst neue Infektionen hervor. Die anhaltende Verseuchung des Bodens wird eigentlich durch die gebildeten Dauersporangien des Pilzes verursacht, welche durch Verfaulen der Krebsgeschwüre in den Boden gelangen und sich hier zerstreuen, durch Tiere (Maulwurf, Wühlmäuse, Gliedertiere, Schnecken, Würmer u. a. m.) fortgeschleppt werden, wodurch die Krankheit von einem Jahr auf das andere sich wiederholen kann. Auf diese Weise sammeln sich auf einem krebskranken Kartoffelfeld massenhafte Dauersporangien an, welche dann den Kartoffelbau gefährden, da die Dauersporangien gegen sämtliche Boden- und Witterungsveränderungen sehr widerstandsfähig sich verhalten und eine lange Lebensfähigkeit aufweisen. Die Übertragung der Krankheit auf entferntere Punkte findet vor allem durch die handelmäßige Abgabe von krebsigen Saatkartoffeln statt.

IX. Kopulation der Zoosporen.

Wie soeben erwähnt, verhalten sich die aus den abweichenden Sporangien entlassenen Zoosporen nach den gründlichen und sehr ausführlich behandelten Forschungsergebnissen der Miß K. M. Curtis entweder als unmittelbar infizierende Reproduktionskörper, oder als fakultative Gameten, indem sie sich in letzterem Fall paarweise vereinigen können (nach den Figuren Isogameten) und Zygosporen entstehen lassen (5) p. 297. Ein wesentlicher Umstand ist, daß K. M. Curtis (1921) bei dem Kreborganismus die Kopulation der Zoosporen beobachtet hat, wogegen bisher ein ähnlicher Vorgang bei den *Synchytrium*-Arten unbekannt ist, obzwar die Sexualität bei diesem Organismen schon lange vermutet wurde[13]. Die Möglichkeit der Kopulation bei dem Krebsorganis-

[13]) Bei *Chytridium* ist auch keine Kopulation festgestellt worden, dagegen hat S. Kusano (17) p. 141 bei *Olpidium* eine Kopulation von Isogameten beobachtet. Bei der Olpidiaceae *Reessia* werden die Dauersporangien durch Kopulation zweier Zoosporen gebildet (6) p. 67. Bei *Olpidiopsis* (Myxochytridineae) besteht der Vegetationskörper aus einer membranlosen

mus wird schon von J. Percival erwähnt (27) p. 444. Die Vereinigung der kopulierenden Kerne wurde später genau beobachtet (K. M. Curtis) Fig. 6, 1—2. Die kopulierenden Gameten sind einander vollkommen gleich, obzwar die Länge der Zoosporen der Sori von jener der Dauersporangien zirka $1/2$ μ Differenz aufweist. Der Prozeß ist also isogam, da es sich um eine Kopulation gleichwertiger Zoosporen handelt, welche in Bezug zur Kernkopulation als Karyogamie zu bezeichnen ist. K. M. Curtis hält es für wahrscheinlich, daß die kopulierenden Gameten aus verschiedenen Sporangien stammen. Ob nun die kopulierenden Gameten wirklich von verschiedener Herkunft sind, oder ob sie Schwesterzoosporen eines gemeinsamen Sporangiums sein können, muß einstweilen dahin-



Fig. 6.

Chrysophlyctis (Zoosporen-Kopulation): 1 zwei Zoosporen in fester Berührung (1650 Vergr.); 2 an der Berührungsstelle ist die Protoplasmaverbindung sichtbar (2000 Vergr.); 3—6 die Kerne der vereinigten Zoosporen nähern sich (2000 Vergr.); 7—8 die Zoosporenkerne sind in enger Berührung (2000 Vergr.); 9—10 Chromatin-Wanderung zu den Kern-Polen (2000 Vergr.); 11 polare Chromatin-Ansammlung (2000 Vergr.); 12 Kernvereinigung (2000 Vergr.); 13 perilerisches Chromatin im vereinigten Kern (2000 Vergr.); 14 reifer Zygotenkern (2000 Vergr.). Nach Curtis.

gestellt bleiben. Ich halte es für wahrscheinlich, daß Gameten desselben Sporangiums sich auch vereinigen können. Die Gameten für sich sind angeblich erst nach erfolgter Vereinigung entwicklungsfähig, d. h. sie können selbst keine Prosorusbildung einleiten. F. D. Heald (11) p. 435 behauptet, daß die Gameten ihre Weiterentwicklung ohne Kopulation einstellen. Diesen Umstand möchte ich dadurch erklären, daß bei der Vereinigung der Gameten sich eine physiologische Vermischung der beiden Protoplasmen vollzieht, wodurch eine derartige molekulare Umlagerung veranlasst wird, welche das Produkt der Kopulation befähigt, sich erst dann weiter zu entwickeln. Die Annahme einer solchen materiellen und physiologischen Befähigung findet durch die Tatsache eine Stütze, daß die Gameten gewisser niederorganisierten Algen, wenn sie nicht eine Kopulation begehen, keiner Weiterentwicklung befähigt sind, sondern in Verwesung geraten.

---

nackten Protoplasmamasse von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt, hervorgegangen aus einer eingedrungenen Spore, umgibt sich später mit einer Membran und wird holokarpisch zum Zoosporangium.

Es wird von Dr. E. Köhler (15) p. 297 und K. M. Curtis (5) p. 412 behauptet, und ich schließe mich dieser Ansicht an, daß sich aus den fusionierten Gameten Dauersporangien bilden, wobei sich die Wirkung auf die Nachbarzellen in einer Anregung der Zellvermehrung offenbart. Doch müßte diese Behauptung bezüglich der Entstehung des Dauersporangiums aus den Zygoten noch näher bestätigt werden, um als einwandfreie Tatsache zu gelten. Die Zygoten bildenden Gameten entstehen in der vorgeschrittenen Sommerperiode aus den soralen Sporangien.

X. Die Verteilung des Parasiten im Wirtsgewebe.

Die Hauptangriffstellen des Parasiten sind in der Regel die Knollen, doch können auch die Stolonen erkranken. Nach Veröffentlichungen und Abbildungen werden (30) p. 320 durch die Wirkung des Parasiten auch oberirdische Organe, Stengel und Blätter — wo auch die Sporangien des Pilzes gefunden wurden — deformiert (36) p. 554. In den infizierten Pflanzenteilen durchsetzt der Pilz ganze Schichten und liegt im Wirtsgewebe verhältnismäßig tief, was jedoch bei den *Synchytrium*-Arten nicht vorkommt. Bei dem Krebsorganismus ist die Entwicklung des Pilzkörpers in der Knolle in chronologischer Reihenfolge vorhanden, und zwar derartig, daß sich die reifsten Dauersporangien im tiefsten Wirtsgewebe befinden, die jüngeren in den nächstliegenden äußeren Gewebeteilen liegen, in den ganz peripherischen Teilen aber der Organismus seinen allerjüngsten, plasmodialen Zustand zeigt. Eben hiedurch ist die bedeutsame Schädlichkeit des Parasitismus bedingt, gegenüber den *Synchytrium*-Arten, die den infizierten Pflanzenteil infolge ihres beständig oberflächlichen (epidermialen) Sitzes in seiner physiologischen Tätigkeit kaum zu hemmen vermögen. Die Verteilung des Parasiten in der Knolle, besonders aber die Teilung der infizierten Zellen erinnert gewissermaßen an die Vorgänge bei *Plasmodiophora brassicae WORONIN*, dem Erreger der Kohlhernie, mit dem Unterschied, daß hier mehr oder weniger isolierte Gallenbildungen erscheinen, welche besonders durch die kropfartigen großen Auswüchse eine spezifische Ausbildung zeigen; es entstehen nämlich unförmige kugelartige Gebilde, den einzelnen Infektionszentren entsprechend von Erbsen- bis Nußgröße. Eben die allgemeine Beständigkeit und der Charakter der lokalen epidermialen Infektion bei *Synchytrium* bringt es mit sich, daß sich hier gewöhnlich typische, ausschließlich oberflächlich massenhaft gebildete Einzelgallen entwickeln, die sporadisch oder herdenweise zerstreute drüsenartige Gebilde darstellen, bei manchen *Synchytrium*-Arten auch Anhäufungen bildend, wo sich jedoch die Einzelgallen immer in oberflächlich horizontaler Lage befinden. Dagegen bietet sich bei dem Krebsorganismus durch

die rapide Vermehrung des Parasiten im Innengewebe, besonders aber infolge von wiederholt sich einstellenden Autoinfektionen im neugebildeten Gallenmerystem die Gelegenheit, einen räumlich in allen Richtungen vielfach zusammengesetzten Gallenauswuchs entstehen zu lassen, wodurch die ausgedehnten, von Warzen dichtbesetzten Auswüchse zustandekommen. Daß diese verschiedenartige Lagerung der Parasitenindividuen im Wirtsgewebe, einerseits bei dem Krebsorganismus, andererseits aber bei den *Synchytrium*-Arten auf das pathologisch-physiologische Verhalten und folglich auf die morphologische Gestaltung einen sonderlichen Einfluß auszuüben vermag, soll im Weiteren näher besprochen werden.

XI. Gallenbildung bei dem Kartoffelkrebs.

Die Eigenart des durch die Anwesenheit des Parasiten bedingten stimulativen Einflusses tritt in der Art und Weise der Entstehung der erzeugten Gallen zutage, die bei näherer Betrachtung in der ganzen Ordnung der *Chytridiineae* einzig und allein dasteht und von den Synchytrien-Gallen sich erheblich unterscheidet.

Das Wachstum des Parasiten veranlasst die infizierte Zelle zu einer mehr oder weniger starken Ausdehnung. In der Jugendzeit, bevor der Parasit völlig ausgewachsen ist, füllt er gewöhnlich den Wirtszellenraum ganz aus; später aber ist das Wachstum merklich geringer, als das der Wirtszelle, weshalb der Pilz später in der Zelle etwas locker, meist frei liegt. Schon die Vergrößerung der Wirtszelle ist in der Regel viel bedeutender, als z. B. bei *Chytridium*. Noch auffallender wird aber der Unterschied dann, wenn das Vordringen des Parasiten unter Mitwirkung benachbarter Gewebezellen eine wirkliche Gallenbildung hervorruft (39) p. 5. Besonders hervorzuheben ist hier, daß bei dem Krebsorganismus nebst den Nachbarzellen selbst die infizierten Wirtszellen in wiederholter lebhafter Teilung begriffen sind (Fig. 8), was bei den *Synchytrium*-Arten nicht vorkommt. Die Gegenwart der Dauersporangien veranlasst eine wiederholte Teilung der Wirtszelle, während bei Anwesenheit der Sporangiensori die Wirtszelle ungeteilt bleibt und nur eine Hypertrophie erleidet, dagegen teilen sich die benachbarten Wirtszellen. Folglich gelangt der Organismus trotz der ursprünglichen epidermialen Infektion in eine der relativ verkleinerten Tochterzellen, weshalb derselbe in den tieferen Schichten der Knolle zu finden ist.

Die spezifische Gallenbildung gehört demnach zum eigenartigen Krankheitssymptom; sie stellt einen aus Einzelgallen vielfach zusammengesetzten, gedrungenen, dichtwarzigen Komplex, d. h. einen im Aggregationszustand befindlichen mächtigen Auswuchs dar, in dem die einzelnen selbständigen Mikrogallen voneinander

gesondert, doch dicht gehäuft, eine Geschwulst von bedeutsamer Größe bilden (Fig. 7, 1—2). Minder zusammengesetzte Warzengallen in beschränkter Anzahl findet man bei manchen *Synchytrium*-Arten *(S. mercurialis FUCK., S. aurantiacum TOBLER,*

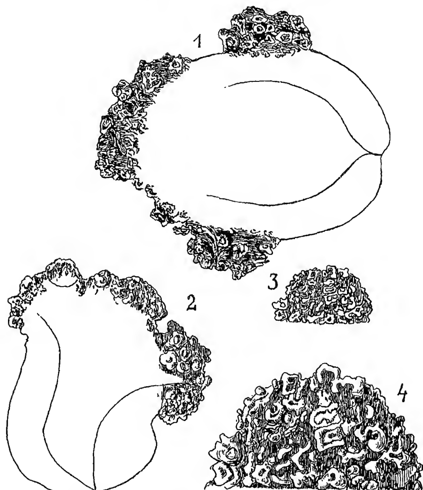


Fig. 7.

Chrysophlyctis; 1—2 zerschnittene krebskranke Knollen, mit warzenartigen Auswüchsen (natürl. Größe); 3 ein Teil in Oberflächenansicht (natürl. Gtöße); 4 dasselbe (3fache Vergr.). Original.

S. phegopteridis JUEL, S. Johansoni JUEL), die sich jedoch stets in oberflächlicher Anordnung als Emergenzien oder Unebenheiten offenbaren. Die Krebswucherungen sind zunächst Bildungen des Sproß-Systems, wobei hauptsächlich die Knollen angegriffen werden. Bei T. Johnson finde ich eine Angabe, daß diese Gallen-

bildung auch an den Wurzeln der Kartoffelpflanze erwähnt (14) p. 131 und abgebildet wird. Solche Gallen können sich — allerdings in geringerer Ausbildung — auf den oberirdischen Stengelteilen, ja selbst an den Blättern krebskranker Pflanzen entwickeln (35), welche in nächster Nähe der Erdoberfläche sich befinden. Der Umstand, daß die Krankheit auch am Kartoffelkraut, namentlich an der oberirdischen Stengelbasis, obzwar verhältnismäßig nur selten, in Erscheinung tritt, findet seine Ursache darin, daß der Krebspilz zu seiner Entwicklung eine bedeutende Bodenfeuchte, ja selbst während des Angriffes der Zoosporen stagnierendes Wasser beansprucht, was in höherem Grade innerhalb des Bodens gegeben ist, wo das Regenwasser zwischen den Erdpartikeln sich einsickert oder eingeschwemmt wird und sich in größeren Mengen ansammeln kann.

Obwohl das Vorhandensein dieser bei den Synchytrien ungewohnten Gallenbildungsart in erster Reihe mit den in großer Anzahl vorhandenen und sich stets erneuernden Parasiten, beziehungsweise mit der hierdurch verursachten vielfachen Infektionstätigkeit zusammenhängt, sind die pathologischen Produkte des hier obwaltenden parasitären Reizes dennoch nicht nur als eine morphologische Tatsache zu betrachten, sondern im Lichte der Entwicklungsgeschichte als eine physiologisch-anatomische Reaktionseigentümlichkeit aufzufassen. Dagegen ist für die Synchytrien charakteristisch, daß viele Arten nur die Epidermiszellen zu umfangreichen Trichomen zu verwandeln vermögen. Die Epidermis an den Blattgallen kann je nach den verschiedenen *Synchytrium*-Arten abweichenden Bau aufweisen. Einerseits bestehen die betreffenden Epidermen aus gleichartig entwickelten Zellen; Abweichungen kommen vor, wenn an der Gallenbildung nur einzelne Epidermiszellen beteiligt sind. Bei *Synchytrium drabae LÜDI* sind einzelne Epidermiszellen mächtig herangewachsen; abnorm große Wirtszellen sind auf *Mercurialis perennis L.* durch *Synchytrium mercurialis (LIB.) FUCK.* gebildet. Fast allgemein gilt für Synchytrien, daß eine Hypertrophie sowohl der infizierten Wirtszelle, als auch besonders der umgrenzenden Zellen (ohne Zellteilung) veranlasst wird, was zur Bildung kleiner runder, perlenartiger Auswüchse führt.

Anfangs der Gallenbildung kann eine radiäre Zellteilung um die Wirtszellen des Krebsparasiten festgestellt werden. Die aus den Sporangien des Sorus entleerten Zoosporen infizieren die umliegenden Höcker, die dadurch zu weiterem Wachstum — was dann in unregelmäßige Bahnen gerät — angeregt werden. Dieser Vorgang wiederholt sich oft, insofern immer neue Generationen von Zoosporen entstehen, die das junggebildete Gewebe infizieren und dadurch neuerdings wieder weitere warzenförmige Bildungen zustande bringen. Die älteren Infektionszellen werden von den

später neben jenen entstehenden Warzen immer mehr und mehr überwuchert und hierdurch der ganze Warzenkomplex in unregelmäßiger Weise gestaltet und vergrößert, was schließlich zur Bildung der bekannten blumenkohlartigen Gallenkomplexe führt (Fig. 7). Nicht selten teilen sich auch die Zellen unterhalb der primär infizierten Wirtszelle, in diesem Falle wird der ursprüngliche Höcker in die Höhe geschoben. Es entstehen also durch die geschilderten Vorgänge unmittelbar einander aufliegende Stufen der sukzessive gebildeten Emergenzen, welche auch durch den veranlaßten Druck ein unregelmäßiges Aussehen der Krebsgeschwüre verleihen (15 b). Den Reiz zu diesen energisch vor sich gehenden Zellteilungen kann man sich vielleicht derart versinnlichen, daß in Gegenwart des Parasiten gewisse Stoffwechselprodukte in der Wirtszelle selbst gebildet werden, welche durch Diffusion in die lebensfähigen Nachbarzellen gelangen und hier dann eine Anregung zu den Teilungen bewirken. In Ermangelung einer solchen Möglichkeit bleibt nur jene Vermutung vorhanden, daß der parasitische Pilz einen bestimmten Stoff aussendet, welcher einen stimulierenden Einfluß auf diese pathologischen Zellteilungen auszuüben vermag.

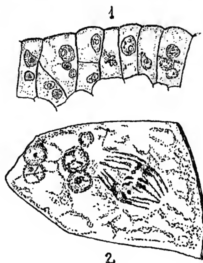


Fig. 8.

Chrysophlyctis: 1 Zellen aus der Peripherie des krebskranken Gewebes, wo die lebhaft sich vollziehenden ersten Teilungen sichtbar sind, der Pilz befindet sich gegen das innere Ende der Wirtszellen (400 Vergr.); 2 infizierte Zelle aus der Knolle im Teilungszustand: metaphasis (1560 Vergr. nach Curtis).

Der Krebserreger übt demnach auf die Nachbarzellen einen unverkennbaren Reiz aus, der durch vielfach wiederholte Zellteilungen (Fig. 8) die charakteristischen Auswüchse erscheinen läßt. Eben durch diese Sondererscheinung gegenüber den sämtlichen Vertretern der Synchytrien, bei welcher die minutiösen, mehr-weniger separierten Einzelwarzen (Perlen oder Drüsen) die Gallenproduktion veranschaulichen, verdienen die voluminös ausgebildeten Aggregatgallen des Krebspilzes besondere Beachtung. Nicht selten ist der Befall an einer Pflanze ein so starker, daß sämtliche Knollen eines Pflanzenstockes durchwegs krebsig ausgeartet sind (Tafelbild). Die den kranken Knollen aufsitzenden Auswüchse sind anfänglich hellbraun gefärbt, später nehmen sie eine dunkelbraune bis schwarzbraune Färbung an und schrumpfen bei trockenem Wetter ein oder gehen bei nassem Wetter in Fäulnis über.

Bei starker Erkrankung ist von der eigentlichen Knollenoberfläche nichts mehr zu erkennen, sie erscheinen nur als schwammige, formlose Gebilde, deren Inneres eine zunderartige, braunschwarze Masse darstellt.

Die krebsartigen Auswüchse der Kartoffelknollen sind kataplasmatische Gallen, die ein wenig differenziertes Gewebe aufzuweisen haben, und je nach den entstandenen Infektionsherden eine veränderliche Form und verschiedene Größen besitzen. Die Anzahl der Auswüchse zeigt bedeutende Schwankungen. Die pathologische Gewebegestaltung ist eher eine Art von Hyperplasie, als Hypertrophie. Die histogenen Gallenzellen sind infolge eines auf sie gegenseitig ausgeübten Druckes, der durch die raschen und regellosen Zellbildungen entsteht, häufig deformiert.

Die emporragenden Wucherungen sind in ihrer Struktur reichverzweigte und fein verästelte Gebilde, in denen sich eine gewisse Differenzierung der Zellelemente nachweisen läßt. Jede Infektionsstelle liegt anfangs im Zentrum eines Teilungsradius; wird aber die Infektion dichter und schreitet die Vermehrung des Pilzes weiter, so verschmelzen diese Radien miteinander und erwekken dann den Eindruck von Regellosigkeit. Die neu entstandenen Zoosporen des befallenen Gewebes infizieren nämlich die bereits vorhandenen Gallenmerystemzellen, und zwar wiederholt nacheinander. Der Parasit schafft sich durch die gesteigerten Zellteilungen dauernd frisches infektionstüchtiges Gewebe, in dem die Autoinfektion so lange von sich geht, als es der Nährstoffvorrat der Knolle zulässt. Der Organismus beschränkt sich gewöhnlich auf 5—6, seltener auch mehrere Zellagen in der Peripherie der Wucherungen, wo in bestimmten Zeitperioden beiderlei Sporangien vorzufinden sind. Das wuchernde Gebilde läßt ein System von Leitbahnen erkennen, das an seiner Ursprungsstelle mit dem Leitbündel des Ausgangssprosses zusammenhängt und sich, den Verästelungen der Wucherungen folgend, in alle Auswüchse dieses erstreckt (15) p. 301. Nicht selten findet man auf der Oberfläche der Wucherungen Spaltöffnungen (15) Fig. 13, namentlich an Teilen, die weniger dicht vom Parasiten besiedelt sind. Übrigens sind die Wucherungen an Interzellularen arm, die Zellen eng zusammenliegend.

Alle *Synchytrium*-Arten bewohnen Landpflanzen (Blütenpflanzen, Farngewächse und Moose), aber ausschließlich oberirdische Pflanzenteile. Dahingegen greift *Chrysophlyctis* wegen ihrem gesteigerten Wasserbedürfnis fast immer die unterirdischen Organe an. Die Synchytrien sind im allgemeinen keine wirklich schädlichen Parasiten, da sie das Gedeihen der infizierten Pflanzen kaum oder gar nicht zu beeinflussen vermögen. Im ärgsten Fall kann eine lokale schwache Vergilbung jener Stellen beobachtet werden, wo die *Synchytrium*-Warzen vorhanden sind. Dagegen

ist der Kartoffelkrebserreger ein echter Schädling (39) p. 20, der bekanntlich die verderblichste und gefürchtetste Krankheit der Kartoffelpflanze herbeiführt.

Es soll jedoch erwähnt werden, daß außer der Vernichtung der Knollen die allgemeine Lebenstätigkeit der mit der Krankheit behafteten oberirdischen Kartoffelpflanze nicht merklich herabgesetzt wird; es ist beobachtet worden, daß solche Pflanzen oft besser wachsen und größere und grünere Blätter besitzen als solche, welche frei von der Krankheit sind. Vorausgesetzt, daß die Pflanze nicht mit einer anderen Krankheit (z. B. *Phytophthora, Alternaria)* behaftet ist, können die Blätter auf derselben länger grün bleiben, als an gesunden Pflanzen und hiedurch können mitunter derartig krankknollige Pflanzen von den gesunden auf demselben Feld unterschieden werden (29). Dieses eigentümliche Verhalten erklärt sich daraus, daß das Wurzelsystem einer krebsigen Pflanze wegen seines intakten Zustandes die physiologische Tätigkeit ungestört vollenden kann, und die durch die Krankheit entstandenen Knollendefekte oder Verluste in den betreffenden Entwicklungsperioden einen gesteigerten Nährstoffvorrat leisten können, zugunsten der oberirdischen Pflanzenteile. Ausnahmen sind nur in solchen Fällen vorhanden, wenn die Krebsinfektion die Stengelbasis selbst angreift, wodurch die Nährstoffleitung an dieser Stelle infolge einer Nekrosis unterbrochen wird und so ein gänzliches Eingehen der Pflanze eintreffen kann.

Synchytriaceae (K. Schilberszky).

A. Zoosporangien durch unmittelbare Teilung des ganzen Plasmas vom jungen Fruchtkörper gebildet, nicht von einer gemeinsamen Membran umschlossen:

a) Zoosporangien die Wirtszelle vollständig ausfüllend, Membran mit der Wirtszelle verschmolzen: *Rozella.*

b) Zoosporangien frei, in der Wirtszelle lagernde Häufchen bildend: *Woronina.*

B. Zoosporangien durch simultane Teilung des erwachsenen Fruchtkörpers gebildet, von einer gemeinsamen Hülle, der Membran der Initialzelle umschlossen:

a) Dauersporangium unmittelbar, innerhalb des erwachsenen Fruchtkörpers gebildet. Sommersori vorhanden:

1. Sommersori werden innerhalb der Initialzelle gebildet, enthalten eine große Menge von Sporangien, aus denen die Zoosporen nach Zerklüftung des Plasmas entstehen. Die Entleerung der Sporangien

durch warzenförmige Mündungen. Zoosporenkopulation unbekannt. Gallen drüsen- oder perlenartig: *Eusynchytrium.*

2. Sommersori werden außerhalb der Initialzelle gebildet, erhalten wenige (2—5) Sporangien, in welchen die Zoosporen ohne Zerklüftung gebildet werden. Entleerung der Sporangien durch Aufreißen der Wand. Nach erfolgter Zoosporenkopulation Zygotenbildung. Gallenbildung kataplasmatisch, ansehnliche krebsige Auswüchse darstellend: *Chrysophlyctis.*

b) Dauersporangien oder Dauersorus vorhanden. Dauersorus erst mittelbar aus dem erwachsenen Fruchtkörper gebildet, nachdem der Inhalt desselben herausgetreten ist und eine neue Mutterzelle des Dauersorus gebildet hat. Sommersori fehlen mitunter:

1. Bildung von Dauersporangien innerhalb der Initialzelle, aber noch auf der lebenden Pflanze: *Mesochytrium.*
2. Es werden nur dickwandige Initialzellen gebildet, welche (erst nach Verwesung der Wirtspflanze) außerhalb der Initialzelle Dauersori bilden: *Haplochytrium.*

Chrysophlyctis endobiotica Schilb.

Prosorus zoosporis proveniens materias contentas membrana aliqua tenui circumdatas exonerat, quibus postea sorus aestivus enascitur, qui 2—5 (parcissime unicum tantum singulare) sporangia globosa et aurea cohibet. Sorus perdurans deest. In huius locum prosoro unicellularia sporangia perdurantia (40—50 μ diam.) enascuntur, sine migratione, crasso et chrysaureo pariete circumdata, quorum velamentum externum derivatum cellulae hospitalis facit. Sporangia matura irregulariter aperiuntur. Zoosporae ovoidoglobulares, ambigua magnitudine (1,5 et 2,4 μ longae), uniciliatae adsunt; per copulationem occasionalem zoosporarum (gametarum) zygotae eveniunt. Sori aestivi et sporangia perdurantia cellulis hospitalibus parenchymaticis intra tubera sicut etiam in stolonibus Solani tuberosi inveniuntur.

Gallis (tumoribus tuberum) compositis, cum superficie ampla et magno ambitu, crustacea, verrucoso-leprosa, aspera et salebrosa, aliquantulum prominente, figuram Brassicae oleraceae var. botrys simulante; verrucis minutis, conglomeratis, aggregatis, plus-minusve inaequaliter complanatis, saepe in crustam confluentibus, atque colore fusco tinctis.

Habitat: Austria, Belgium, Čecho-Slowakia, Dania, Gallia, Germania, Hollandia, Malta, Norvegia, Polonia, Suecia, Svedia; Africa meridionalis; Canada, New-Foundland, Unio.

XII. Wirtspflanzen.

Es ist bereits bekannt, daß es außer der Kartoffelpflanze eine Anzahl von Pflanzengattungen und Arten aus der Familie der Solanaceen gibt, auf welchen der Kartoffelkrebsorganismus zu gedeihen vermag. Unter gewöhnlichen natürlichen Umständen jedoch wurde dieser Organismus weder an wilden, noch an kultivierten Pflanzen gefunden. Vielseitig ausgeführte verschiedene Infektionsversuche zeigten aber, daß diese Pflanzenarten durch den Organismus mehr oder weniger leicht angesteckt werden können. Außer Laboratoriumsversuchen in Gewächshäusern konnte eine Ansteckung auch durch Kulturen in verseuchten Böden erzielt werden.

Vor allem soll erwähnt werden, daß die Empfänglichkeit der Tomate zuerst im Jahre 1919 bestätigt wurde[14]). Fr. Weiß fand später zwischen 85 Tomaten-Sorten 13 anfällige; die Resultate ergaben sich an Kulturen in verseuchten Böden[15]). Während seinen fortgesetzten Untersuchungen fand er, daß von 65 verschiedenen Tomaten-Sorten keine einzige sich als widerstandsfähig erwies. Die Infektionsversuche waren unter denselben Umständen erfolglich (15—18° C), wie dies für die Ansteckung der Kartoffelpflanze unter normalen Verhältnissen der Zoosporeninfektion geeignet ist[16]).

Nachtschatten *(Solanum nigrum L.)* und Bittersüß *(S. dulcamara L.)* sind gegen den Kartoffelkrebs auch als empfänglich erkannt worden, unter natürlichen Umständen aber wurden sie angesteckt noch nicht gefunden (A. D. Cotton, Fr. Weiß, C. R. Orton, M. D. Glynne, F. Esmarch). Verschiedene andere Arten *(Solanaceae)*, welche infolge von Infektionsversuchen sich als krebsempfänglich erwiesen haben, sind folgende[17]):

Solanum atropurpureum SCHR., S. gilo RADII, S. lobelii LENORE (= S. integrifolium POIR.), S. pseudocapsicum L., S. aculeatissimum JACQ., S. marginatum L., S. melongena L. var. esculentum, S. carolinense L., S. alatum SEEM. et SCHM. Nierembergia gracilis HOOK., Datura atroviolacea HILL., D. Bertolonii

---

14) G. R. Lyman, L. O. Kunkel and C. R. Orton: United States Department of Agric., Circular no. 111, 19 pp., fig. 4, 1920.

15) United States Department of Agric., Bull. no. 1156, 1923, p. 15.

16) Factors of spread and repression in potato wart; United States Departm. of Agric., Technical Bull. no. 56, 1928.

17) United States Departm. of Agric., Bull. no. 1156, 1923.

PARL. et *GUSS.* (= *D. ferox L.*), *D. humilis DESF. flava, D. metel L., D. stramonium L., D. tatula L., Cyphomandra betacea SENDT., Capsicum annuum L., Physalis pubescens L., Nicotiana rustica L., N. tabacum L., N. paniculata L., Nicandra physaloides (L.) PERS., Petunia violacea LINDL., Hyoscyomus niger L.*

Was die Frage der biologischen Formen dieses Pilzes anbetrifft, läßt sich sagen, daß der Krebspilz nur eine typische Form darstellt, da durch die künstliche Übertragung desselben auf die sich als empfänglich verhaltenden verschiedenen Pflanzen die Ansteckung stets zustande kam, obzwar der Grad der Infektion gegenüber der Kartoffelpflanze wesentlich mindere Symptome erriet. Während den Infektionsversuchen ergab sich unter anderen, daß die Tomaten leichter angegriffen werden, als z. B. *Solanum nigrum* und *S. dulcamara.* Die Krebsinfektion betreffend gehören zum Affinitätskreis viele Repräsentanten der Solanaceen, wo der physiologische Reiz die Zoosporen zum Eindringen veranlaßt. Die Proportion der Resistenz von einzelnen Arten wird von dem Prozentsatz der infektionstüchtigen Zoosporen beeinflußt, welche in diesem Stadium eingehen, ohne sich weiter entwickeln zu können. Dieses relative Verhalten soll durch weitere Erforschungen näher verfolgt werden.

In der folgenden Zusammensetzung sind die aus verschiedenen Ländern herstammenden heimischen Landsorten und Sortenzüchtungen enthalten, welche sich gegen den Kartoffelkrebs mehr oder weniger als empfänglich erwiesen haben. Bei der Einreihung wurde möglichst streng verfahren, da ich mehrere Züchtungen, welche nach gewissen Angaben als krebsfest bezeichnet wurden, trotzdem in diese Liste aufzunehmen gezwungen war. Natürlich kann eine endgültige, für die landwirtschaftlichen Betriebe maßgebende und verläßliche Revision von den weiteren Beobachtungen erwartet werden, wobei besonders die verschiedenste Bodenbeschaffenheit, wie auch der Einfluß der spezifischen Niederschlagsverhältnisse in Betracht gezogen werden müssen.

Eine strenge Kritik kann gelegentlich auch dadurch ausgeübt werden, wenn die Versuche mit angeblich sehr widerstandsfähigen Kartoffelsorten auf sehr verseuchten Bodenarten ausgeführt werden, wobei für entsprechende Feuchtigkeit unbedingt gesorgt werden soll. Unter solchen Umständen werden sich maßgebende Resultate über das bezügliche Verhalten ergeben, welche dann für den praktischen Pflanzenbau in verläßlicher Weise in Betracht kommen können.

Anfällige und fast widerstandsfähige Kartoffelsorten.*)

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur *)	Reifezeit	Bemerkung **)
Aberlady early	—	I.	—	f. w.
Abundance***)	Dobbie	I.	früh	f. w.
Abundance	Sutton	I. VIII.	spät	f. w.
Abundance	Heine	XII.	—	—
Admiranda	Bensing	II.	mittelspät	—
Adonis	Bensing	II. .	mittelfrüh	—
Agraria	Paulsen	III. VIII. X. XII.	sehr spät	f. w.
Alba	Paulsen	XII.	—	—
Allah	Thiele	III. XII.	mittelfrüh	f. w.
Allerfrüheste gelbe	Böhm	XII.	—	—
Allerfrüh. Hörnchen	Müller	III.	früh	f. w.
Alma	Cimbal	II.	mittelfrüh	—
Alt-Heidelberg	Richter	II. IX.	mittelspät	—
Angelika	v. Kameke	XII.	—	—
Anspruchslose	Böhm	XII.	—	—
Arran Chief	Mac Kelvie	IV.	spät	—
Ashleaf	Myatt	I. IV.	mittelfrüh	—
Astra	Cimbal	XII.	—	—
Athene	Paulsen&Hölscher	XII.	—	—
Atlanta	Lampe	II.	früh	—
Attyk	Dolkowski	II.	mittelspät	—
Auguste Viktoria	Modrow	II.	spät	—
Belladonna	v. Kameke	II.	zieml. spät	—
Bellona	Cimbal	XII.	—	—
Biskuit	Kläden	XII.	—	—
Bismarck, Fürst	Cimbal	II.	spät	—
Blaues Wunder	Müller	XII.	—	—
Blochinger, verbess.	Adlung	III. XII.	spät	f. w.
Bournhouse Beaty	Davie	I.	früh	= Laird
Bravo	Veenhuizen	II.	spät	—
British Queen	Myatt	IV.	mittelfrüh	—
Brocken	Breustedt	III. VIII. XII.	mittelspät	f. w.
Bruce	Findlay	I. II.	mittelspät	s. e.
Cedon	Dolkowski	XII.	—	—
Centenary	Sutton	I.	mittelfrüh	—
Centilolia	v. Kameke	VI. XII.	mittelspät	f. w.
Ceres	Cimbal	XII.	—	—
Citrus	v. Kameke	XII.	—	—
Concordia	Paulsen	XII.	—	—
Conquest	Findlay	I.	mittelfrüh	f. w.
Constantia	Cimbal	XII.	—	—
Crofter, The†)	Dobbie	I.	früh	f. w.
Daber, Neue	Müller (=Phönix)	XII.	—	—

*) *Literatur:* (I.) Dr. J. Eriksson: Commun. à l'Inst. internat. d'Agric. 1914. — (II.) Dr. A. Volkart, 1923. — (III.) Dr. L. Hiltner: Pflanzenschutz, 1926. — (IV.) Ministry of Agric. and Fisheries, London, Leaflet no. 105, 1928. — (V.) E. Schaffnit, 1920. — (VI.) Schweiz. Landw. Versuchsanst. Oerlikon-Zürich, 1926. — (VII.) Merkbl. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw., 1926. — (VIII.) J. I. Liro, Helsinki, 1923. — (IX.) R. O. Staudte: Kartoffelsorten, 1925. — (X.) Dr. K. Snell: Kartoffelsorten, 1922. — (XI.) Dr. K. Snell: Krebsfeste Kartoffelsorten, 1929. — (XII.) Merkbl. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw. 1928.

**) *f. w.* = fast widerstandsfähig; *s. e.* = sehr empfänglich.

***) = The Crofter = Favourite = Provost.

†) = Abundance (Dobbie).

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Bemerkung
Deodara	v. Kameke	II.	mittelspät	—
Deutscher Reichskanzler	Richter	XII.	—	—
Deutschland	Paulsen	III. VIII. X. XII.	mittelspät	f. w.
Dohna, Graf	Paulsen	VII. X.	spät	f. w.
Dohna, Graf	Thiele	III.	spät	—
Doppelkrone	Richter	IX.	früh	—
Dukat	Dolkowski	XII.	—	—
Duke of York	Sutton	II. IV.	mittelfrüh	—
Eckenbrecher, Prof.	Trog	II.	mittelspät	—
Eclipse	Fidler (?), Harris	IV.	früh	—
Edelstein	Richter	II. IX.	früh	—
Edeltraut	Böhm	XII.	—	—
Effect	—	VIII	—	f. w.
Eierkartoffel	Clausen	III. VIII. X. XII.	mittelspät	f. w.
Eierkartoffel	Landsorte	III. XII.	früh	f. w.
Eigenheimer	Veenhuizen	II. VIII. XII.	—	f. w.
Eldorado	Findlay	I. II. XII.	mittelfrüh	—
Elfriede	Paulsen	XII.	—	—
Ella	Cimbal	II. XII.	—	—
Emden	Paulsen & Hölscher	XII.	—	—
Epicure	Sutton	I. IV.	mittelfrüh	—
Erfolg	Böhm	II. XII.	mittelspät	—
Erika	Berg	XII.	—	—
Erika	Paulsen	III. VIII. X. XII.	sehr spät	f. w.
Erna	Cimbal	II. XII.	spät	—
Ersatz	Richter	XII.	—	= Zwickauer fr.
Erste von Kleinräudchen	Trog	XII.	—	—
Erstling	Holländisch	XII.	—	—
Eva	Cimbal	II. XII.	mittelfrüh	—
Evergood	Findlay	IV.	spät	—
Expreß	Sharpe	I. IV.	mittelspät	—
Favourite	Chiswick	I.	spät	f. w.
Favourite *)	Dobbie	I.	früh	—
Feodora	Cimbal	XII.	—	—
Field Marshal	Stratton	IV.	spät	—
Flockenkartoffel	Cimbal	XII.	—	—
Forelle	Kläden	XII.	—	—
Freya	Raecke	XII.	—	—
Fricka	Raecke	XII.	—	—
Frühe Blaue	Müller	XII.	—	—
Frühe Ertragreiche	Cimbal	XII.	—	—
Frühkartoffel	Schönburg	XII.	—	—
Fulda	Paulsen	III. VII. VIII. IX. X.	spät	f. w.
Fürstenkrone	Richter	II. IX.	mittelspät	—
Galathee	Paulsen	VIII.	mittelspät	f. w.
Gedymin	Dolkowski	II.	mittelspät	—
Gelkaragis	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Geheimrat Appel	Thiele	XII.	—	—
Gerlach, Prof.	Cimbal	II. XII.	spät	—
Gertrud	Merckel	II. XII.	mittelspät	= Imperator
Gisevius, Prof.	Modrow	XII.	—	—

*) = Abundance (Dobbie).

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Bemerkung
Gloriosa	v. Kameke	XII.	—	—
Glückstädter	Landsorte	XII.	—	—
Goldball	v. Kameke	XII.	—	—
Goldperle	Paulsen	III. VIII. X.	früh	f. w.
Goldperle	Richter	II. VIII. IX. XII.	sehr früh	f. w.
Goldspende	Richter	IX. XII.	mittelspät	—
Gratiola	v. Kameke	II. XII.	mittelfrüh	—
Gudrun	Raecke	III. XII.	mittelspät	f. w.
Haas, Geheimrat	Böhm	II. XII.	mittelspät	—
Hagen	Engelen	XII.	—	—
Harbinger	Sutton	I.	sehr früh	—
Hassia	Böhm	II. VIII. XII.	mittelspät	f. w.
Heideperle	Nieders. Saatz.-Verein	XII.	—	= Up to date
Heimat	Böhm	XII.	—	—
Helene	Richter	IX. XII.	mittelfrüh	—
Helios	v. Kameke	II. III. VI VIII.	mittelspät	f. w.
Hellena	Paulsen	III. VII.	spät	f. w.
Hero	Cimbal	XII.	—	—
Herold	Paulsen	XII.	—	—
Hessenland	Böhm	XII.	—	—
Hilde	Cimbal	XII.	—	—
Hindenburger, Neuzucht	Breustedt	XII.	—	—
Horrido	Raddetz	XII.	—	—
Ideal	Böhm	XII.	—	—
Ideal	Paulsen	III. VIII. X. XII	spät	f. w.
Ideal	Veenhuizen	II.	früh	—
Imperator*)	Fidler	I.	spät	= Favourite
Imperator	Richter	II. XII.	mittelspät	—
Imperator, neue	Cimbal	II. III. VIII. IX. X. XII.	spät	f. w.
Industrie	Modrow	II. XII.	mittelspät	—
Iris	Cimbal	XII.	—	= Primel
Isolde	Paulsen	II. III. VIII.	mittelspät	f. w.
Juni	Lampe	II. XII.	früh	—
Juwel	Richter	XII.	—	—
Kaiserkrone	Findlay	II. XII.	früh	= Early Puritan
Kaiserniere	Thiele	III. VIII. IX. X.	früh	f. w.
Kampioen	Veenhuizen	II.	mittelspät	—
Kartz v. Kameke	v. Kameke	XII.	—	—
Kidney Royal	Findlay	II. IV. XI.	mittelfrüh	f. w.
King Edward VII.	Butler	I. II. IV.	früh	—
Klädener Forelle	Schuster	XII.	—	—
Klio	Cimbal	XII.	—	—
Klitzing, Prof. v.	Trog	II. XII.	mittelspät	—
Krüger Paul	Veenhuizen	II. XII.	spät	—
Krüger, Präsident	Cimbal	I. II. XII.	spät	—
Kuckuck	Thiele	II. VIII. X.	früh	f. w.
Kupferhaut	Cimbal	XII.	—	= Primel
Lady Lewellyn	—	I.	mittelfrüh	—
Laird **)	Davie	I.	früh	f. w.
Landbund	Bührig	XII.	—	—
Laurus	v. Kameke	XII.	—	—

*) = Favourite Chiswick.
**) = Bournhouse Beaty (Davie).

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Bemerkung
Lewellyn, Sir John*)	Harris	I	mittelfrüh	—
Lotos	v. Kameke	XII.	—	—
Lucie	Cimbal	XII.	—	—
Lucya	Dolkowski	II. III. VIII. XII.	mittelfrüh	f. w.
Ludendorffer	Breustedt	XII.	—	—
Luise	Paulsen	XII.	—	—
Lützow	=Pomm.Saatz. G.	XII.	—	—
Magnum bonum	Sutton	II. XII.	spät	—
Marli	Trog	XII.	—	—
Marschall Vorwärts	Paulsen	II. III. VIII. XII.	spät	f. w.
Martha	Paulsen	XII.	—	—
Maryland Queen	—	I.	—	—
Märcker Prof.	Richter	II. V. VIII. IX. X. XII.	mittelspät	s. e.
Märcker Zwiebel**)	Landsorte	Ber. dtsch. bot. G. 1896	mittelfrüh	—
Mauve Queen	Sutton	U. S. Dep. Nr. 1156	früh	—
May Queen	Sutton	I. II	früh	= Duke of York
Midlothlan early	—	I.	—	—
Mido	Dolkowski	XII.	—	—
Milecross early	Miles	I.	sehr früh	f. w.
Mimosa	v. Kameke	XII.	—	—
Miquel, Minister v.	Richter	III. VIII. IX. X. XII.	mittelspät	f. w.
Mirabilis	v. Kameke	XII.	—	—
Modell	Veenhuizen	XII.	—	—
Möwe	Paulsen	XII.	—	—
Namenlose	Roesicke	XII.	—	—
Nektar	Kläden	XII.	—	—
Neuer Markt	Böhm	XII.	—	—
Niedersachsen	Bührig	XII.	—	—
Nieren, blaue	Richter	III.	mittelfrüh	—
Nieren, Görsdorfer	Roesicke	III. VII. VIII. X.	früh	f. w.
Nieren, Königs-	Heine	XII.	—	—
Nieren, Riesen-	Thiele	II. IX. XII.	mittelfrüh	= Königsniere
Ninetyfold	Sutton	I. IV.	früh	—
Nobelia	Böhm	XII.	—	—
Northern Star	Findlay	I.	spät	—
Odenwälder, blaue	Böhm	II. XI. XII.	mittelfrüh	—
Opal	Paulsen	III. VIII. XII.	spät	f. w.
Ökonomierat Böhm	Stieff	XII.	—	= Deodara
Parnassia	v. Kameke	II. VIII. X.	mittelspät	f. w.
Petronius	Dolkowski	XII.	—	—
Phönix	Cimbal	XI. XII.	spät	—
Pirola	v. Kameke	XII.	—	—
Pommern	Raddatz	XII.	—	—
Potentat	Dolkowski	XII.	—	—
Preferent	Veenhuizen	VIII.	—	f. w.
Present	Veenhuizen	VIII.	mittelfrüh	f. w.
Prignitzer, gelbfleisch.	Thiele	XII.	—	—
Primadonna	Richter	IX. XII.	mittelspät	—
Primel	Cimbal	II. XI. XII.	mittelfrüh	—
Prinzeß	Richter	XII.	—	—

*) = Lady Lewellyn.
**) An dieser Sorte wurde der Kartoffelkrebs in Nord-Ungarn (Hornyán) zum ersten Male beobachtet und sein Parasit festgestellt.

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Bemerkung
Promyk	Dolkowski	XII.	—	—
Provost	Dobbie	I.	früh	= Abundance
Prozentragis	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Puritan	Findlay	I.	früh	—
Ragis Zehn	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Ravenstein, Landrat v.	Trog	II. XII.	mittelspät	—
Regent	Richter	IX. X. XII.	mittelfrüh	—
Rheinland	Thiele	II. IX. XII.	mittelspät	= Industri
Riesen, blaue	Paulsen	II.	mittelspät	—
Riesen, gelbe	Böhm	XII.	—	—
Riesen, weiße	Richter	III. XII.	mittelspät	f. w.
Riesen, weiße	Thiele	II. V. IX. XII.	mittelfrüh	s. e.
Roland I	Paulsen	III. VII. VIII. X.	mittelspät	f. w.
Roode Star	Veenhuizen	II. III. VIII. X.	spät	f. w.
Rose early	Breese	II.	mittelfrüh	s. e.
Rosen, Frühe	Landsorte	XII.	—	—
Rosen, Frühe	Müller	XII.	—	—
Rotkäppchen	Thiele	IX. XII.	früh	—
Rotkaragis	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Rotschale	Paulsen	XII.	—	—
Rubia	v. Kameke	III. XII.	spät	f. w.
Rural, New Yorker	Vaugan	F. D. Heald	mittelfrüh	s. e.
Rümker, Geh.-Rat v.	Trog	XII.	—	—
Salat, neuer	Paulsen	III. VIII. XII.	mittelfrüh	f. w.
Satisfaction	Sutton	I.	früh	= The Scot
Scharnhorst	Pommer. Saatz.G.	XII.	—	—
Schenkendorf	Pommer. Saatz.G.	XII.	—	—
Schladener Ruhm	Breustedt	XII.	—	—
Schneeflocke	Richter	IX.	früh	—
Schoolmaster	Alte engl. Sorte	I. II.	mittelfrüh	f. w.
Scot, The	—	I.	früh	—
Silesia	Cimbal	II. XII.	spät	= Blücher
Snowdrop	Witch Hill	I. IV.	früh	f. w.
Sonnenragis	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Sophie	Cimbal	XII.	—	—
Southern Queen	—	I.	—	f. w.
Southern Star	—	I.	—	f. w.
Splendo	Veenhuizen	II.	—	—
Stärkeragis	Ragis G. m. b. H.	XII.	—	—
Supreme	Sutton	I.	mittelfrüh	f. w.
Svitez	Dolkowski	II.	sehr spät	—
Tafelkönig	—	XII.	—	= Goldperle (Richter)
Talisman	Scott	I.	spät	—
Tannenberg	Trog	III. VI. VII. X.	mittelfrüh	f. w.
Teutoburger	Paulsen	XII.	—	—
Topas	Dolkowski	III. X. XII.	mittelspät	f. w.
Trebitscher Ertragreichste (Schwarzlose)	—	XII.	—	= Wohltmann
Tristan	Engelen	XII.	—	—
Tuno	v. Kameke	II. XII.	mittelspät	—
Tyne Kidney	—	I.	—	
U 9	Paulsen	XII.	—	—
Up-to-date	Findlay	I. II. IV. XII.	mittelspät	—
Ursus	Dolkowski	II. III. VI X. XII.	spät	f. w.

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Bemerkung
Vater Rhein	Böhm	II. XII.	mittelspät	—
Veronika	Paulsen	XII.	—	—
Vesta	Cimbal	XII.	—	—
Victor	Sharpe	I.	früh	—
Volkskraft	Böhm	XII.	—	—
Walter, Geheimrat	Böhm	XII.	—	—
Weddigen	Paulsen	III. VII. IX.	spät	f. w.
Weddigen	Thiele	II. IX. X. XII	spät	= Phönix
Werner, Geheimrat	Cimbal	III. VII. X.	spät	f. w.
Werra	Paulsen	VIII. XII.	spät	f. w.
Westfalia	Paulsen	XII.	—	—
White City	Sutton	I.	spät	f. w.
Windsor Castle	Paton	I.	mittelfrüh	—
Wohlgeschmack	Trog	XII.	—	—
Wohltmann, Prof.	Cimbal	II. XI. XII.	spät	—
Wotan	Engelen	XII.	—	—
Wratislawia	Cimbal	XII.	—	—
Yaskier	Dolkowski	XII.	—	—
Zbybek	Dolkowski	XII.	—	—
Zeitgeist	Böhm	XII.		—
Zukunft	Thiele	XII.	—	—
Zwickauer frühe	Richter	II. IX. XII.	früh	—

XIII. Vorsichtsmaßregeln und Bekämpfung.

Obzwar der Kartoffelkrebs zurzeit außerhalb von Europa auch in anderen Erdteilen eine beträchtliche Ausbreitung aufweist, ist es von besonderem Belang, die weitere Verschleppung und Verbreitung dieser Krankheit in die noch immunen Gebiete womöglich zu verhindern. Unter diesen letzteren befindet sich gegenwärtig auch das Königreich Ungarn. Diese Tatsache ist um so bedeutungsvoller, weil der Kartoffelkrebs seinerzeit eben aus einer nordungarischen Gegend zuerst beschrieben, d. h. von hier entdeckt worden ist, merkwürdigerweise aber von hier bald wieder verschwand, ohne daß daselbst irgendwelche Gegenmaßregeln getroffen worden wären. Andererseits aber ist die Gegenwart des Kartoffelkrebses seither in den unmittelbaren nördlichen und westlichen Grenzländern in bedrohlicher Weise bestätigt worden.

Unter den vielseitigen Bemühungen zwecks der Hemmung einer weiteren Ausbreitung muß eine Verhinderung der Einschleppungsgefahr von den Bekämpfungsmethoden in bereits verseuchten Gebieten unterschieden werden. Im Sinne der ersteren wirken verschiedene strenge Gesetze einiger Länder, ferner behördliche Verordnungen und Vorschriften (Zirkular, Flugblatt, Merkblatt), welche vor allem ein ausgesprochenes Einfuhrverbot von Kartoffeln aus krebsverseuchten Be-

trieben enthalten, was in bestimmten Fällen durch peinlich genaue Untersuchungen der Kartoffelknollen unterstützt werden soll. Das ist für die Verzögerung oder Hemmung der Einschleppungsgefahr von höchster Bedeutung. Im zweiten Fall dagegen handelt es sich um folgende Vorsichtsmaßregeln: Anbau von krebsfesten Kartoffelsorten (Immunisierung), Desinfektion verseuchter Böden, praktisch ausführbare Knollenbeizung. In verseuchten Gegenden ist die ausschließliche Fütterung gekochter Knollen strengstens anzuraten, weil die Dauersporangien, die in den rohverfütterten Kartoffeln vorhanden sind, den Darmkanal der Tiere unversehrt verlassen[18]) und auf diese Weise über den Weg der Bodendüngung eine weitere Verseuchung ermöglicht wird.

Die Knollenbeizung muß viel weniger als ein pilztötendes Verfahren gegen die bereits krebskranken Knollen selbst angesehen werden, sondern gilt vielmehr als desinfizierender Faktor gegen die außerhalb der Knolle, wie auch den vorhandenen Erdpartikeln anhaftenden Sporangien. In den krebsigen Stellen der Knolle sind nämlich die befindlichen Sporangien derartig verborgen und mit neugebildeten Schichten von Gallenzellen dicht umwallt, daß eine sonst entsprechende Beizflüssigkeit nicht zu den Sporangienlagern wirkend gelangen kann. Bei den Setzknollen, die etwa von infizierten Feldern herstammen, muß daher außer einer Beizung auch eine gehörige Ausmusterung der sämtlichen erkrankten Knollen vorgenommen werden.

In den krebsimmunen Kartoffelsorten besitzen wir bereits sehr verläßliche Möglichkeiten zur Erzielung eines tadellosen gesunden Ertrages. Fernerhin soll dahin gewirkt werden, ähnliche weitere Neuzüchtungen zu erlangen, welche sowohl die Sortenzahl von Speisekartoffeln, wie auch die der Wirtschaftssorten (Viehfutter, Industrie) zu bereichern geeignet wären. Unter den bisher festgestellten feldimmunen Sorten sind viele, welche sowohl in schwach, wie auch in stark verseuchten Erdböden gleichmäßig krebsfrei bleiben. Als immune Sorten möchte ich solche bezeichnen, welche unter den sämtlichen Boden- und Wetterumständen sich als krebsfest verhalten. Da die Kenntnis der mehr-weniger krebsfesten Kartoffelsorten von hoher Bedeutung ist, möge die hier folgende Aufzählung beachtet werden.

---

[18]) M. W. Tempel: Die Verbreitung des Kartoffelkrebses durch tierischen Kot; Die kranke Pflanze, 1924, S. 154.

Immune (krebsfeste) Kartoffelsorten.*)

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Fleischfarbe
Ackersegen	Böhm	VII. XV. XVI.	mittelspät	gelb
Ada I	Paulsen	III. XVI.	spät	weiß
Albabona	Pommersche S.G.	VII. XVI.	früh	weiß
Ally	Mac Kelvie	II. V. XI. XII.	mittelspät	—
Alpha	Pringle u. Paulsen	X.	mittelspät	weißgelb
Ambrosia	Kläden	XVI.	mittelfrüh	weiß
America	Dobbie	V.	früh	weiß
American Giant	—	III. V.	spät	—
Arminius	Bornebusch	XVI.	mittelspät	gelb
Arnika	v. Kameke	IV. VII. VIII. IX. XII. XIV. XV. XVI.	mittelspät	weiß
Arran Comrade	Mac Kelvie	II. V. XI. XII.	mittelspät	weiß
Arran Rose	Mac Kelvie	V. XII.	früh	weiß
Arran Victory	Mac Kelvie	II. V. XII.	spät	weiß
Ashleaf	Broadleaf	II. XI.	früh	—
Ashleaf	Sutton	II. XII.	früh	—
Bauernglück	Züchter unbek.	III. IV.	spät	weiß
Beate I	Paulsen	VI. XVI.	mittelfrüh	weiß
Berlichingen	Pommersche S.G.	XVI.	mittelfrüh	weiß
Berlikummer geeltjes	—	IX.	—	—
Berolina	Pommersche S.G.	XVI.	spät	gelb
Beseler	v. Kameke	VI. VII. XVI.	spät	weiß
Bevelander	—	IX.	mittelspät	hellgelb
Bishop	Wilson	II. IV. XI.	spät	gelb
Blessum	—	XII.	—	—
Blochinger	Knaus	III. IV.	spät	weiß
Bloemgraafjes	—	IX.	früh	gelb
Boston Kidney	Tunnard	II. X.	früh	—
Botha Louis II	—	XII.	mittelfrüh	weißgelb
Bournhouse Beauty	Wolle	IV.	mittelspät	weiß
Burbank	Spaulding	IV. XII.	spät	weiß
Burbank Russet	Spaulding	IV.	spät	weiß
Cacha negra	—	V.	—	—
Cellini	Pommersche S.G.	VII. XV. XVI.	spät	gelb
Ceres	Cimbal	X. XII.	mittelspät	weiß
Champion	Nicol	XII.	spät	weißgelb
Cliiden Seedling	—	V.	—	—
Commandant	Veenhuizen	X.	spät	weiß
Daber, alte	v. Diest	VII. VIII. XV. XVI.	mittelspät	weiß
Dakota red	—	V.	mittelspät	weiß
Danusia	Dolkowski	III. IV. VII. VIII. XII. XVI.	spät	weiß
Dargill early	Gardiner	II. IV. V. XII.	früh	gelb
Dauerragis	Ragis G.m.b.H.	XVI.	spät	hellgelb
Delaware	—	V.	—	—

*) *Literatur:* (I.) Dr. J. Eriksson: Commun. à l'inst. internat. d'Agric. 1914. — (II.) Ministry of Agric. and Fisheries, London, 1920. (III.) E. Schaffnit, 1920. — (IV.) Dr. A. Volkart, 1923. — (V.) United States Departm. of Agric. no. 1156, 1923. — (VI.) Schweiz. Landw. Versuchsanst. Oerlikon-Zürich, 1926. — (VII.) Merkbl. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw., 1926. — (VIII.) Dr. L. Hiltner: Pflanzenschutz, 1926. — (IX.) Dr. J. Eriksson: Pilzkrankheiten, I. Teil, 1927. — (X.) Versl. en mededeel. van den plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen, no. 16, 1928. — (XI.) Ministry of Agric. and Fisheries, London, Leaflet no. 105, 1928. — (XII.) J. I. Liro, Helsinki 1923. — (XIII.) R. O. Staudte: Kartoffelsorten, 1925. — (XIV.) Dr. K. Snell: Kartoffelsorten, 1922. (XV.) Dr. K. Snell: Krebsfeste Kartoffelsorten, 1929. — (XVI.) Merkbl. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw. 1928.

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Fleischfarbe
Delbrück Max	Pommersche S.G.	XV. XVI.	mittelspät	weiß
Delta	—	X.	mittelspät	gelb
Diana	Paulsen	XII.	mittelfrüh	weiß
Discovery	Sutton	I.	spät	weiß
Dohna, Graf	Thiele	II. XIII.	spät	weiß
Dominion	Poad	II. XII.	spät	weiß
Duchess	Dobbie	V.	mittelfrüh	weiß
Edzell blue	—	II. IV. V. XII.	mittelfrüh	weiß
Ehnola	Spaulding	V. XII.	—	—
Energie	Veenhuizen	X.	spät	hellgelb
Erdgold	Pommersche S.G.	XV. XVI.	mittelspät	gelb
Eunike	Dolkowski	XII.	—	—
Eureka early	—	V.	—	—
Extra early	Burpee	XII.	—	—
First early	—	V.	—	—
Flocken, frühe	Müller	VII. VIII. XVI.	mittelfrüh	weiß
Flora	Cimbal	VII. VIII. XVI.	mittelfrüh	weiß
Flourball	Sutton	IV. XII.	spät	gelb
Flower Ball	King	XII.	mittelspät	weiß
Fontein	De Vries	X.	mittelspät	gelb
Franz	Pommersche S.G.	VII. XVI.	spät	weiß
Frömsdorfer, blaue gelbl.	Cimbal	VII. XV. XVI.	spät	gelb
Früheste	Bürckner	VIII. XVI.	früh	weiß
Früheste	Thiele	VII. VIII. IX. XIII. XVI.	früh	weiß
Frühkartoffel	Suckert	VII. VIII. XVI.	früh	weiß
Fulda	Paulsch	VII. VIII. XIII. XVI.	spät	gelblich
Gladblaadjes	—	X.	früh	gelb
Glückauf	Trog	VII. XVI.	mittelspät	weiß
Gneisenau	Pommersche S.G.	XVI.	spät	weiß
Gold Coin	—	V.	—	—
Goldappel	Paulsen	XV. XVI.	früh	gelb
Golden Wonder	Brown	I. II. V. XII.	spät	weiß
Golden Wonder*)	Scarlett	—	spät	lichtgelb
Green Mountain	Spaulding	V. XII.	früh	weiß
Green Mountain jun.	Spaulding	V. XII.	früh	weiß
Halsnes	—	XII.	—	—
Harvest early	—	V. XII.	mittelspät	weiß
Hindenburg, Marschall	v. Kameke	IV. VI. VII. VIII. IX. XII. XIV. XV. XVI.	mittelspät	gelblichweiß
Hjelvik	—	XII.	—	—
Hörnchen, frühe	Müller	VII. VIII. XV. XVI.	früh	gelblich
Idaho Rural	—	V.	mittelfrüh	weiß
Ilepotet	—	XII.	—	—
Irish Chieftain	Mac Kenna	V.	spät	weiß
Irish Cobbler	—	V. XII.	sehr früh	weiß
Irish Queen	Strain	V. XII.	spät	weiß
Johanssen, Direktor	Modrow	VI. VII. VIII. X. XV. XVI.	mittelfrüh	gelb
Jubel	Paulsen	II.	spät	—
Jubel	Richter	IV. VI. VII. VIII. IX. XII. XIV. XV. XVI.	mittelspät	grauweiß
Jubileum	—	X.	spät	gelb

*) = Peacemaker.

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Fleischfarbe
Juli	Paulsen	II. IV. VI. VII. VIII. IX. XII. XIII. XIV. XV. XVI.	früh	gelb
Julimuizen	= Juli-Niere (?)	X.	früh	gelb
Juli-Niere, Ebstorfer	S.G. Lüneburg	VII. VIII. XVI.	früh	gelb
Juli-Niere, Klädener allerfrüheste	Graf v. Bossewitz, Kläden	VII. VIII. XVI.	früh	gelb
Juli-Niere	Meyer-Bornsen	XVI.	früh	gelb
Juli-Niere	Stronn u. Winsener Geest	XVI.	früh	gelb
Juli-Perle, Ebstorfer	Niedersächs. S.V.	VII. VIII. XVI.	früh	gelb
K. of K.	Findlay	IV.	früh	lichtgelb
Kaiserkrone (Staudenauslese)	Stieff	VII. XVI.	früh	weiß
Kaiserniere	Thiele	VII. VIII. XIII. XVI.	früh	gelb
Kalif	Dolkowski	III.	spät	—
Keeper	Spaulding	V. XII.	—	—
Kerr's Pink	Henry	II. IV. V. X. XI. XII.	spät	gelblichweiß
King George V.	Butler	II. V. XII.	mittelfrüh	weiß
Kleinod	Trog	XVI.	mittelspät	weiß
Koralle	Breustedt	III.	mittelfrüh	gelblichweiß
Königin, frühe*)	Stieff	VII. XVI.	früh	weiß
Langworthy**)	Niven	I. II. V. XII.	mittelspät	sehr lichtgelb
Lech	Dolkowski	XII.	mittelspät	weiß
Leinster Wonder	—	V.	—	—
Lichtblick	Trog	VII. XVI.	früh	weiß
Lieuwe	De Vries	X.	mittelfrüh	gelb
Lochar, The	Farish	II. V. XII.	spät	weiß
Luise	Paulsen	XIII. XIV.	mittelspät	weiß
Mac Clure Red	—	V.	—	—
Mac Cormick	—	V. XII.	—	—
Mac Cormick white	—	V.	—	—
Mac Gregor	—	V.	—	—
Mac Kinley	—	V.	—	—
Magdeburger blaue	Thiele	IV. VI. VII. VIII. IX. X. XIII. XIV. XV. XVI.	früh	weiß
Maibutter	Pommersche S.G.	VII. XV. XVI.	mittelfrüh	gelb
Majestic	Findlay	II. IV. V. XI. XII.	spät	weiß
Manistee early	—	XII.	früh	weiß
Matador II	Veenhuizen	III.	mittelspät	gelb
Monocraat	—	X.	spät	gelb
Nepeta	v. Kameke	IX.	mittelspät	gelblichweiß
Nephrit	Cimbal	IV. VII. VIII. XII. XVI.	spät	weiß
Netter Gem	—	XII.	—	—
New Pink	Kerr	V.	—	—
Nierenragis	Ragis G.m.b.H.	VII. XV. XVI.	mittelfrüh	weiß
Nimetön punainen laatu	—	XII.	—	—
Nithsdale	Mac Allister	V.	mittelfrüh	weiß
Norcross	Spaulding	V. XII.	—	—
Northern King	—	V. XII.	—	—
Nr. 4	Spaulding	XII.	—	—
Palma	Pommersche S.G.	XVI.	spät	weiß
Parma	Pommersche S.G.	VII.	spät	weiß
Peacemaker	—	I.	spät	lichtgelb

*) = Kaiserkrone. **) = Wanted (What's).

Kartoffelsorte	Züchter	Literatur	Reifezeit	Fleischfarbe
Pepo	v. Kameke	IV. VI. VII. VIII. IX. XII. XV. XVI.	mittelspät	weiß
Perfect Peachblow	—	XII.	—	—
Petroskey early	—	V.	—	—
Pinkeye Round	Spaulding	V. XII.	spät	gelb
Preußen	Modrow	VI. VII. VIII. XV. XVI.	mittelspät	gelb
Primrose	Roesicke	VII. XVI.	früh	gelb
Rector	Wilson	V. XII.	spät	gelblichweiß
Rhoderic Dhu	Farish	V. XI. XII.	spät	weiß
Robijn	Veenhuizen	X.	spät	gelb
Roode Star	Heine	XVI.	spät	gelb
Roon	Pommersche S.G.	VII. XIII. XVI	spät	weiß
Rosafolia	Pommersche S.G.	VII. XVI.	früh	weiß
Rose White		V.	—	—
Salathörnchen, Casaker		V.	—	—
Schneeflocke	Perkins	IV.	—	—
Scot Great	Mac Allister	IV. V. VI. X. XI. XII.	mittelspät	weiß
Sechs Wochen, verbesserte lange	—	III.	früh	weiß
Seydlitz	Pommersche S.G.	VII. XIII. XV. XVI.	mittelfrüh	weiß
Shamrock	—	V.	spät	weiß
Sickingen	Pommersche S.G.	XVI.	mittelspät	weiß
Skann Refsum	—	XII.	—	—
Snowdrop Resistant	Dobbie	II. V. XII.	mittelfrüh	weiß
Snowflake early	Cordon	V.	—	—
Sokol	Dolkowski	III.	mittelspät	weiß
Soliman	Dolkowski	III.	spät	rötlichweiß
Spaulding Rose	—	V.	—	—
St. Malo Kidney	—	V. XII.	—	—
Standard, new early	Spaulding	V. XII.	—	—
Staring	—	X.	mittelspät	weiß
Stärkereiche	Ostpreuß. S.G.	XVI.	mittelspät	weiß
Sunlight, extra early	Sutton	V. XII.	—	—
Tann	Pommersche S.G.	VII. XIII. XVI	mittelfrüh	weiß
Tannenberg	Trog	XVI.	mittelfrüh	weiß
Tannenzapfen	Schmidt-Userin	VII. XVI.	mittelfrüh	gelb
Templar	Wilson	II. V. XII.	spät	—
Tinwald Perfection	Farish	II. IV. V. XI. XII	mittelspät	weiß
Trenctrla	—	X.	mittelfrüh	gelb
Triumph	Veerkamp	X.	mittelspät	hellgelb
Trog 37.02	Trog	III.	früh	weiß
Vernon, Di	Findlay	XI.	früh	hellgelb
Wagner, Prof. Paul	Pommersche S.G.	VII. XV. XVI.	mittelfrüh	weiß
Wallenstein	Pommersche S.G.	VII. XVI.	spät	weiß
Wanted	What	II.	mittelspät	sehr lichtgelb
Wekaragis	RagisG.m.b.H.	VII. XV. XVI.	mittelspät	weiß
Weltwunder	Findlay	XV.	mittelspät	weiß
Weltwunder	Landsorte	XVI.	mittelspät	weiß
Werner, Geheimrat	Cimbal	XVI.	mittelfrüh	weiß
White Albino	—	V.	—	—
Winterragis	RagisG.m.b.H.	XVI.	spät	weiß
Witch Hill	Brown	II. V. XII.	früh	weiß
Wohlgeschmack	Trog	III.	zieml. früh	gelblich
Zeppelin	Richter	XII.	mittelspät	weiß

Aus den vergleichbaren Zahlenrelationen zwischen späten und frühen Kartoffelsorten konnte ich einen Schluß über die Prozentzahlen der empfänglichen und krebsfesten Kartoffelsorten ziehen. Aus einer Vergleichstabelle ergaben sich folgende Resultate:

1. Von empfänglichen (inklusive fast widerstandsfähige) Sorten waren 31 spät und mittelspät reifende, und 13 früh oder mittelfrüh reifende Sorten; demnach 70,45% von den ersteren und 29,55% von den letzteren.

2. Von 101 krebsfesten Sorten waren 60 spät reifende und 41 früh und mittelfrüh reifende Sorten; demnach 59,40% von den ersteren und 40,60% von den letzteren.

3. Laut den vorstehenden zwei Angaben dominieren daher in den beiden Kategorien die späten und die mittelspäten Sorten. Bei den empfänglichen Sorten ist die relative Prozentzahl wesentlich höher. Ich bin geneigt anzunehmen, daß diese erhöhte Prozentzahl in Anbetracht der mitgezählten Gruppe „fast widerstandsfähig" zugunsten einer Tendenz zur Krebsfestigkeit aufgefaßt werden muß.

4. Sucht man die Ursache dieses Verhaltens, nämlich das Übergewicht der krebsfesten und fast widerstandsfähigen Sorten insgesamt, so bin ich der Ansicht, daß die Krebsfestigkeit vorwiegend mit den späten und mittelspäten Sorten in kausalem Zusammenhang steht. Vielleicht kommt eine festere Knollenepidermis, also eine erschwerte Infektionsmöglichkeit in Betracht. Demgegenüber wären aber die frühen und die mittelfrühen Sorten ihrer zarteren Epidermis wegen für die Infektionen zugänglicher, demnach gegen diese Krankheit empfindlicher.

5. Diese erwähnten Zahlenverhältnisse würden gewiß noch ausgeprägter sich gestalten, wenn man den streng krebsfesten Kartoffelsorten allein die sehr empfänglichen Sorten entgegenstellen würde. Es muß aber dabei vorsichtig verfahren werden, da in Fachschriften nicht selten krebsfeste Sorten erwähnt sind, welche sich nachträglich unter gewissen Bedingungen doch als empfänglich erweisen, obzwar dieser Vorfall selten ist.

Von züchterischem Standpunkte wäre es sehr wichtig, die Natur der Abweichungen zwischen widerstandsfähigen und empfänglichen Kartoffelsorten genau festzustellen. Da aber in dieser Hinsicht bisher keine positiven Kenntnisse vorliegen, sollte durch weitere Untersuchungen nachgewiesen werden, durch welche Eigenschaften die Widerstandsfähigkeit gewisser Kartoffelsorten bedingt ist. Vor allem müßte erforscht werden, ob die Frage der Widerstandsfähigkeit nicht etwa von der anatomischen Beschaffenheit des Sproßsystems der Kartoffelpflanze abhängig ist, oder ob hier ein spezifisches physiologisches Verhalten das Eindringen des Parasiten zu hemmen vermag und den wirksamen Faktor darstellt.

Im Gegensatz zudem liegen hier vielleicht gewisse morphologische Umstände vor, welche eine Knolleninfektion begünstigen. Sei es wie immer, es handelt sich hier unbedingt um eine gegenseitige Wirkung einerseits der Wirtspflanze, andererseits des Krebsorganismus. Gegenwärtig wissen wir nicht, in welcher Weise sich die immunisierende Kraftwirkung offenbart. Die sämtlichen Erfahrungen über das bezügliche Verhalten der einzelnen Kartoffelsorten sind bloß empirische Beobachtungen, was sowohl aus Laboratoriumsversuchen, als auch durch Beobachtungen an Züchtungen im Freiland bekannt geworden ist.

In Anbetracht der Tatsache, daß die infizierten Stellen in überwiegenden Fällen in den Augen Anfang nehmen, sollte gerade diese Erscheinung als Ausgangspunkt neuer Forschungen dienen. Möglicherweise liegen hier vielleicht spezifische anatomische Verhältnisse zugrunde, etwa eine schwächere Beschaffenheit der Zellmembran im merystematischen Zustand der Entwicklung, oder eine dünnere Kutikula, welche dem Eindringen der Zoosporen oder Zygoten keinen Widerstand entgegenzusetzen vermag. Eventuell spielt eine vertieftere muldenförmige Lage der obenseitig gelegenen Augen bei den empfänglichen Sorten eine Rolle, wodurch bei Regengüsse das Wasser sich hier mehr ansammeln kann und die Zoosporen daselbst wie in einem kleinen Wassertümpel, in ihrer Ansteckungswirkung unbedingt gefördert werden. Eine konkrete und umständliche Behandlung dieser Frage wäre besonders auch schon deshalb von Belang, weil die Erkenntnis der hier obwaltenden anatomischen und morphologischen, oder vielleicht biochemischen Verhältnisse für die Zukunftsbestrebungen zur Züchtung weiterer immuner Kartoffelsorten in exakter Weise verwertet werden könnte. K. Cartwrigtht[19]) hat an der resistenten Sorte „Great Scot“ nachgewiesen, daß die Zoosporen in diesem Fall ebenfalls eindringen, jedoch in den Wirtszellen bald zugrunde gehen. Aus dieser Darlegung scheint hervorzugehen, als wäre der Zellinhalt der Wirtszelle nicht geeignet, die weitere Entwicklung des Krebspilzes zu fördern. Bekannterweise besitzen die weißen Kartoffelsorten allgemein eine dünnere Korkschale, einen geringeren Stärkereichtum, ein größeres Anpassungsvermögen für tiefe Lage und eine größere Empfänglichkeit für die Krankheit, im Gegensatz zu den rotschaligen Sorten. Die dünnere Schale und der größere Eiweißgehalt der Schale scheint einen empfänglicheren Nährboden für den Krankheitspilz zu bedeuten.

Neben dem Anbau krebsfester Kartoffelsorten und der Anwendung tadellos gesunder Setzkartoffeln wird eine wirkliche, allgemeine Bekämpfung nur dann möglich sein, wenn man imstande ist den schon infizierten Boden zu entseuchen. Daher haben die

[19]) On the nature of the resistance of the potato wart disease; Annals of Botany, 1926, 40, p. 391.

Schutzbestrebungen zunächst nach einer in jeder Richtung praktisch durchführbaren Bodensterilisierung zu trachten. Die Infektionsfähigkeit der Dauersporangien wird durch Wärme rasch vernichtet, die Dauersporangien sterben ab, sobald dieselben 2,5 Minuten lang einer Temperatur von 100° C ausgesetzt waren. Die virulenten Dauersporangien gingen bei einer etwa 6—7 Tage dauernden Einwirkung einer Temperatur von 60° C zugrunde. Nach den Beobachtungen von M. D. Glynne[20]) werden die Dauersporangien bei 90° C innerhalb von 5 Minuten abgetötet, bei 80° C innerhalb von 15 Minuten, bei 70° C innerhalb einer Stunde und bei 60° C innerhalb 8 Stunden. Die Unterschiede gegenüber den Angaben von Fr. Weiß sind vielleicht in den Feuchtigkeit- und Trockenheitdifferenzen zu suchen. Besonders wichtig ist aber der Umstand, daß die auf der Knollenoberfläche in den Krebswucherungen befindlichen Dauersporangien nicht vernichtet wurden, wenn je eine der üblichen Knollenbeizmitteln in vorgeschriebener Weise angewendet worden ist[21]).

Formaldehyd in 5%iger Lösung wirkt innerhalb 24 Stunden tödlich auf die Dauersporangien (M. D. Glynne). In Schweden wurde zuerst mit Formalin experimentiert (Eriksson und Hammarlund)[22]), um den Krebspilz im Boden zu vernichten; pro m² benützte man 10 Liter 1 prozentiges Formalin (= 0,4% Formaldehyd), man konnte den Boden immunisieren. Im Falle einer mehrjährigen Bodenverseuchung wird eine stärkere (2—3%) Lösung benötigt. Gute Erfolge wurden erzielt[23]), wenn man eine Fläche von 1000 □' mit 1,5 Pints[24]) 40%igem Formalin in 70 Gallons Wasser (auf 100 m² 342 Liter 0,1% Lösung) behandelte und hierauf während 30 Minuten unter einem geschlossenen Behälter Dampf einwirken ließ, der am Ausflußventil 6 Atmosphären Druck aufwies. Dieses Verfahren kann jedoch wegen der hohen Kosten für größere Betriebe nicht empfohlen werden. Nach einem Bericht von Dr. G. Köck wurde jede 20 m² große Versuchsparzelle mit je 50 Liter Flüssigkeit, und zwar mit 1-prozentigem Formaldehyd oder 0,5% Uspulunlösung begossen. Auf jeder Parzelle standen 45 Pflanzen (Alma und Wohltmann). Die Ernte lieferte ganz gesunde Knollen auf dem Acker, wo der Krebs im Jahre 1925 das erstemal für Österreich nachgewiesen wurde (Montafoner-Tal, Vorarlberg)[25]). Aus anderen Versuchen wird bestätigt, daß eine

[20]) Ann. Appl. Biology, 1925, 12, p. 34.

[21]) Weiß Fr.: Factors of spread and repression in potato wart; United States Department of Agric., Technical Bull. no. 56, 1928.

[22]) Försök med Utrotning av Potatiskräfta; Medd. 127 fran Centralanstalten för försöksväsendet paa jordbruksomradet, Stockholm, 1915.

[23]) Department of Agric. Circular 111, Washington, 1920.

[24]) 1 Pint = 0.93 Liter; 1 amerikan. Gallon = 4.40 Liter.

[25]) Ein Versuch zur Vernichtung des Kartoffelkrebses durch Bodendesinfektion; Österr. Zeitschr. f. Kartoffelbau, 1927, S. 12.

Sublimatlösung 1 800 zur Bodenentseuchung sich gut geeignet hat.

Da der Erreger des Kartoffelkrebses ein bodenholder Organismus ist, ergibt sich von selbst der Gedanke einer Vernichtung desselben durch entsprechende Bodensterilisation. Aus vielen Feldversuchen war jedoch bisher zu ersehen, daß bei größeren verseuchten Feldern das Verfahren fast unüberwindbare Schwierigkeiten darbietet, da derartige Entseuchungsarbeiten mit peinlichster Sorgfalt und mit einer Genauigkeit, wie sie Laboratoriumsversuchen zukommt, ausgeführt werden müssen, wenn ein wirklicher Erfolg erreicht werden soll. Trotz allem ist dies die einzige anzuratende Methode, um den ansteckenden Organismus zu vernichten; besonders dort, wo der Kartoffelkrebs zum erstenmale in einem bisher gesunden Gebiet sich meldete. In solchen Fällen wäre es daher angezeigt, die Entseuchungsarbeiten unter behördlicher Leitung einer Pflanzenschutzverwaltung zu unternehmen. Als lehrreiches Beispiel hiefür möchte ich das Verhalten Schwedens erwähnen, wo die Krankheit im Jahre 1914 zuerst ausbrach; das infizierte Kartoffelfeld wurde sogleich unter Quarantäne versetzt, der Boden wurde chemisch desinfiziert und die Kartoffelkultur wurde eingestellt. Nach diesen strengen Maßregeln ist die Krankheit in dieser Gegend vollkommen erloschen.

Abfälle von krebskranken Pflanzen, sowie Stallmist von ungekocht verfütterten Knollen sollen keineswegs auf die Düngerstätten gelangen, da die in Virulenz verharrenden Dauersporangien die Neupflanzungen gefährden.

Zusammenfassung.

Tiefgreifende Abweichungen, welche die Sonderstellung des Pilzes begründen, konnten zunächst in der Ontogenie des Krebsorganismus (Sporangienbildungen, Zoosporenkopulation), als auch in der Gallenbildung festgestellt werden. Bekanntlich wurde dieser Organismus von der ursprünglich gegründeten Gattung *Chrysophlyctis* durch J. Percival (1909) herausgehoben und zu den Synchytrien gestellt (27), während W. Bally (1911) für ihn eine eigene Gattung aufzustellen glaubt (1). Was die Kontroversen über die mitotische Teilung des primären Kernes betrifft, können diese hier überhaupt nicht als maßgebend betrachtet werden, da einerseits Mitosen bei dem Krebsorganismus bereits festgestellt worden sind, andererseits aber bei den *Synchytrium*-Arten vorwiegend amitotische Teilungen vorkommen. F. L. Stevens, R. F. Griggs und S. Kusano äußern sich jedoch dahin, daß die erste Teilung karyokinetisch ist. Nach R. F. Griggs werden bei *Synchytrium* für die sekundären Kerne mitotische und amitotische Tei-

lüngen festgestellt. Prinzipielle Unterschiede können demnach aus den Kernteilungsvorgängen nicht geschlossen werden, da eben mitotische und amitotische Teilungen beiderseits zu finden sind.

Zwar deutet der Organismus auf einen Übergang von Formen der Gattung *Synchytrium*, die ausschließlich Sori bilden, zu Formen die nur noch den Dauersporangien des Krebserregers homologe Organe ausbilden, hin, doch weisen mehrere andere Eigenschaften im Entwicklungsgang auf eine entschiedene Selbständigkeit dieses Organismus hin. Ein *Synchytrium* von solcher Übergangsform, wie es Dr. E. Köhler (15) p. 291 in einer besonderen Abhandlung noch des näheren auseinanderzusetzen gedenkt, ist *Synchytrium anomalum SCHRÖT.*, dessen Sporangien sich im Prinzip ebenso entwickeln, wie die Dauersporangien des Krebserregers: der Primärkern degeneriert, die Zoosporen entstehen aus den Primordien, die ihrerseits aus dem ausgestoßenen Chromatin hervorgehen. Es ist wohl möglich, daß eine nähere Erforschung von *S. anomalum SCHRÖT.* noch engere Anknüpfungspunkte mit dem Krebsorganismus aufweisen wird. Die Beziehungen zu den *Olpidiaceen* können nur als phylogenetisch erworbene Eigenschaften gedeutet werden.

Zytologie. Das Vorkommen der mitotischen Teilung des Primärkernes bei diesem Organismus (K. M. Curtis), sowie die Mitose bei den sekundären Kernen (Dr. E. Köhler) ist bereits festgestellt worden. Die Zoosporen werden nach wiederholten mitotischen Teilungen gebildet. Es sei hier erwähnt, daß der mächtige Kern der Sporangienmutterzelle durch fortgesetzte Teilungen schließlich die Sporangienanlagen ergibt und zuletzt die Zoosporen bildet.

Sommersporangiensorus. Bei dem Krebsorganismus gelangt der Prosorus — wenn er sich in einige dünnwandige Sporangien (Sorus) umbilden soll, — mit seinem ganzen Inhalt durch eine Öffnung seiner Membran in den Wirtszellenraum. Während das Vorkommen eines Solo-Sporangiums bei dem Krebserreger relativ selten, obzwar ausnahmsweise doch vorkommt, ist dieses Verhalten bei *Chytridium* als ständig zu bezeichnen. Wie bei der Gattung *Chytridium* wird aus der Gesamtmasse des Fruchtkörpers auch bei den *Olpidiaceen* nur ein einziges dünnwandiges Sporangium gebildet. Das entsprechende Verhalten des Solo-Sporangiums zwischen dem Krebsorganismus und *Chytridium*, wie auch *Olpidium*, kann — wenn wir etwa vom physiologischen Standpunkte aus von den Ernährungseinflüssen absehen — allein als eine phylogenetisch erworbene atavistische Eigenschaft, ohne jede Beweiskraft für eine konkrete systematische Zusammengehörigkeit gedeutet werden. Die Anzahl der Sporangien ist im Sommersorus, abgesehen vom Ausnahmefall bei dem Krebsorganismus gering (2—5). Das Vorkommen eines Einzelsporangiums anstatt eines

Sorus verdient jedoch Beachtung. In der Gattung *Synchytrium* werden die Zoosporen durch eine kurze warzenartige Mündung der Sporangien entleert, was bei dem Krebsorganismus nicht der Fall ist, da hier die Sporangien unregelmäßig aufreißen oder platzen.

Dauersorus. Kommt ein näherer Vergleich mit *Synchytrium* überhaupt in Betracht, so kann nur die Untergattung *Eusynchytrium* berücksichtigt werden. Den vollkommenen Mangel an Dauersori bei dem Krebsorganismus möchte ich zu den generischen negativen Merkmalen rechnen.

Dauersporangien. Das Dauersporangium bleibt bei dem Krebsorganismus einkernig und um die zarte innere Membran entsteht eine externe dicke braune Hülle, die ein Derivat der Wirtszelle ist. Diese Gebilde sind eigentlich als den dickwandigen Sporangiensori der Synchytrien analoge Organe aufzufassen. Die Dauersporangien unterscheiden sich von den dünnwandigen Sporangien (Sommersori) auch durch die Größe des primären Kernes, wobei die Kerne dieser ungefähr um ein Drittel voluminöser sind. Die Bildung des Dauersporangiums vollzieht sich stets innerhalb der Initialzelle.

Zoosporen. Was das infektiöse Eindringen und hernach die Thallusbildung betrifft, so verhalten sich die Zoosporen von beiderlei sporangialer Herkunft gleichartig. Während bei den *Synchytrium*-Arten im Sporangium nach wiederholten Kernteilungen eine Zerklüftung des Protoplasmas eintritt, ist bei dem Krebsorganismus bemerkenswert, daß die Zoosporen ohne solche vorangehende Zerklüftung gebildet werden. Zoosporen sind von zweierlei Größen bekannt.

Kopulation. Die vorkommenden Zoosporen sind geschlechlich oder ungeschlechtlich; einzelne können sich nämlich als Gameten verhalten, indem sie sich paarweise verschmelzen und Zygoten bilden. Die Gameten selbst sind entwicklungsunfähig. Näher zu erforschen ist, welche Sporangienformen aus den kopulierten (Zygoten) und welche aus den nichtkopulierten Zoosporen hervorgehen. Ich halte für wahrscheinlich, daß bei dem Krebsorganismus die Zygoten die Dauersporangien entstehen lassen und aus den asexualen Zoosporen Sommersporangiensori hervorgehen. Die Zoosporen der letzteren sind im Laufe der Entwicklungszeit teils asexual, teils sexual. Aus den Dauersporangien gehen stets asexuale Zoosporen hervor. Das Vorhandensein von Gametenkopulation kann in systematischer Hinsicht insofern in Betracht kommen, als dies bei *Synchytrium* nicht bekannt ist.

Pilzkörper im Wirtsgewebe. Die Ansiedlung und Verteilung der Pilzkörper im Wirtsgewebe zeigt bei dem Krebsorganismus gleichfalls eine charakteristische Eigenart, da die Entwicklung der Pilzkörper in den sukzessive tiefer gelegenen Gewebeschichten der Kartoffelknolle in stufenweiser Reihenfolge erkenn-

bar ist, während wir bei den *Synchytrium*-Arten im allgemeinen epidermiale, beziehungsweise bei den Algen thallusbürtige lokale Pilzlagerungen kennen. Die Pilzkörper von *Synchytrium dendriticum FUCK.* sind ausnahmsweise, ähnlich wie bei dem Krebsorganismus, in den tiefer gelegenen Gewebezellen (des Blattes) eingelagert. Auch in anderer Hinsicht gilt die schon von Dr. G. Tobler ausgesprochene Vermutung, daß diese Art wahrscheinlich in den verwandten Formenkreis von *Chrysophlyctis* zu rechnen sei.

Gallenbildung. Eine eigenartige Tatsache kann bei dem Krebsorganismus auch in der Endwirkung des Parasitismus auf dem Wirtskörper angesehen werden. In der ganzen Ordnung der *Chytridiineae* steht die offenbar vernichtende Wirkung des Krebserregers sonderbarer Weise ganz allein da und hat gewissermaßen bloß bei der erst neuerlich in diese Ordnung versetzten Familie *Plasmodiophoraceae* ein Analogon. In der artenreichen Familie Synchytriaceae ist *Chrysophlyctis endobiotica* die einzige Spezies von wirtschaftlicher Bedeutung. Während die Mehrzahl der *Synchytrium*-Arten an höheren Pflanzen allein als streng epidermiale, ungefährliche Parasiten bekannt sind, lebt der Krebsorganismus in den inneren Gewebeteilen, was mit der pathologischen Gallenbildungsart eng zusammenhängt, indem der in den peripherischen Teilen der Knolle eingelagerte Parasit nachträglich durch die gallengestaltende Gewebeüberwallung in tiefer gelegene Zellschichten gelangt.

Die außergewöhnlichen krebsartigen Auswüchse verdanken ihren Ursprung einer rapid entstehenden Hyperplasie, verbunden mit einer sich mehrfach wiederholenden Selbstinfektion dieser hyperplastischen Neubildungen. Der krankhafte Kartoffeltumor entspricht massenhaft gebildeten Komplexen von Einzelgallen, deren Entstehung während einer geraumen Zeit ununterbrochen vor sich schreitet und durch einen physiologisch-pathologischen Reiz bedingt wird, der auf die Wirtszelle, wie auch auf die angrenzenden Nachbarzellen stimulierend wirkt. Diese Art der Gallenbildung bei dem Krebsparasiten kann in ihrer Bedeutung für die systematische Beurteilung nicht außer Acht gelassen werden.

Systematische Folgerungen.

Wie sehr es gerechtfertigt war, die Frage der systematischen Stellung des Kartoffelkrebsorganismus zu behandeln, beweisen jene vielfach abweichenden Ansichten, die in der Fachliteratur über diesen Organismus zum Ausdruck kamen, und die zahlreichen Versuche, ihn innerhalb der ausgedehnten Ordnung der *Chytridiineae* mit mehreren Familien, Gattungen und Arten in mehr oder weniger nahe Beziehung zu bringen. Diese teils annehmbaren,

teils aber entschieden unrichtigen Deutungen sind auf nicht immer exakte (morphologische, entwicklungsgeschichtliche und pathologisch-anatomische) Beobachtungen zurückzuführen.

Aus den vorhergehenden Erörterungen kann wohl die Konklusion gefaßt werden, daß der Organismus als selbständige und typische Gattung in die Familie *Synchytriaceae* gehört und infolge seiner morphologischen Eigenschaften, Entwicklungseigenheiten, wie auch durch sein besonderes Verhalten zur Wirtspflanze zu keiner der bisher bestehenden Gattungen anstandslos in Beziehung gebracht werden kann. Die beste systematische Einordnung bestünde wohl am einfachsten in der Beibehaltung der ursprünglichen Gattung *Chrysophlyctis*. Die Gründe, die diese systematische Auffassung unterstützen mögen, sind die folgenden:

1. Nach den Auseinandersetzungen in den vorhergehenden Kapiteln wird offenbar anzuerkennen sein, daß der Kartoffelkrebsorganismus als eine eigene Gattung der Familie *Synchytriaceae* zu betrachten ist.

2. Da sich aber einige Forscher für die Beibehaltung der Gattung *Synchytrium* äußerten, sei erwähnt, daß in Bezug auf die Untergattung *Eusynchytrium* die vorher bereits dargelegten (I. und II. Kapitel) wesentlichen biologischen Unterschiede die Ansicht begründen, daß der Organismus aus den Arten der *Eusynchytrium*-Gruppe auszuscheiden ist. Die Kernteilungsvorgänge können zur systematischen Beurteilung nicht herangezogen werden, da ähnliche Verhältnisse auch bei vielen anderen niederen Organismen anzutreffen sind (V. Kapitel).

3. In Anbetracht der Übergangsstellung, die dieser Organismus zu anderen Gattungen einnimmt, kann bei der Beurteilung der systematischen Stellung die angebliche Verwandtschaft des Krebserregers mit *Chytridium* nicht berücksichtigt werden, selbst dann nicht, wenn man die zuweilen vorkommenden Solo-Sporangien *(Chrysophlyctis)* der Sommersori ins Auge fasst. Bei *Chytridium* bleibt die Initialzelle des Sporangiums stets ungeteilt, während bei dem Krebsparasiten in der Regel ein kleiner Sorus gebildet wird, dessen Entstehung mit einer Migration verbunden ist. Noch weniger besteht eine Verwandtschaft mit den *Olpidiaceen,* wo ebenfalls kein Sporangiensorus gebildet wird, und an den Sporangien warzen- oder schlauchartige Mündungen erscheinen, welche die Wand der Wirtszelle durchbrechen. Unbestreitbar handelt es sich bei diesem Organismus um eine Gattung, die gewissermaßen eine Kombination von *Synchytriaceae* und *Olpidiaceae* darstellt, weshalb A. S. Horne sich ausdrücklich dahin äußerte, für den Krebserreger eine neue Gattung aufzustellen.

4. Die Anzahl der Sporangien im Sorus ist gering (2—5), während diese bei *Synchytrium* bedeutend größer (30—40), meist beträchtlich (bis 250) ist.

5. Die Dauersporangien des Krebsorganismus sind als auf je ein einziges Sporangium reduzierte Dauersori zu betrachten, die ihr Analogon in den gelegentlichen Einzelsporangien der Sommersori finden, jedoch diesem gegenüber Beständigkeit zeigen. Das Dauersporangium wird mit seinen zwei inneren Membranen von einer dicken braunen Hülle umschlossen (Episporium), die ein Derivat der Wirtszelle ist. Obwohl eine ähnliche Erscheinung auch bei *Synchytrium dendriticum* vorkommt, ist dieses Episporium bei dem Krebsparasiten doch in ganz eigenartiger Weise ausgebildet.

6. Da bei den meisten *Synchytrium*-Arten (mit Ausnahme z. B. von *S. taraxaci)* Dauersori zu finden sind, möchte ich den Mangel an solchen bei dem Krebsorganismus als einen der relativ negativen generischen Unterschiede bezeichnen.

7. Auffallend ist bei diesem Organismus die Bildung von Zoosporen im Sporangium, der offenbar keine Zerklüftung des Protoplasmas vorangeht, wie dies bei den *Synchytrium*-Arten vorkommt.

8. Während bei *Synchytrium* die Entleerung der Zoosporen durch eine warzenförmige Mündung erfolgt, ist bei dem Krebsorganismus ein unregelmäßiges Aufreißen zu beobachten, wobei sich die Sporangiumwand mit einem radialen Schlitz öffnet.

9. Zoosporen wurden in zweierlei Größe gefunden: jene der Sporangiensori sind kleiner, als die der Dauersporangien.

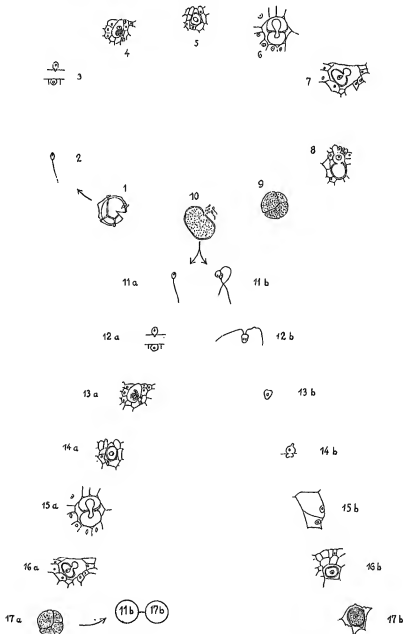
10. Die Zoosporen können sich wie sexuale Gameten verhalten. Die Zoosporen des Krebserregers leben demnach einerseits selbständig und entwickeln sich unmittelbar weiter, andere können sich paarweise vereinigen. Bei *Synchytrium*-Arten ist eine Zoosporenkopulation unbekannt.

11. Die Anwesenheit und Verteilung der Pilzkörper im Wirtsgewebe unterscheidet sich bedeutend von jener bei den Gattungen der *Synchytriaceae*. Der Krebsorganismus weicht demnach von *Synchytrium* auch dadurch ab, daß er tief in das Wirtsgewebe zu gelangen vermag, so daß mehrere Schichten von den Pilzkörpern durchsetzt erscheinen. Einen einzigen Ausnahmefall bildet hier *S. dendriticum,* dessen Biologie jedoch ungenügend erforscht ist.

12. Der parasitäre Reiz läßt ein mächtiges pathogenes Gewebe entstehen, das aus gedrungenen Komplexen von Einzelgallen (Aggregate) zusammengesetzt ist und blumenkohlartige Gebilde darstellt. In der Familie der *Synchytriaceae* hat dies kein Analogon.

13. Die durch den Krebsorganismus gebildeten, oft isoliert vorkommenden Gallenauswüchse übertreffen oft an Größe die krebsfreie Oberfläche der Wirtsknolle. Ein bedeutsamer Unterschied gegenüber dem Verhalten der *Synchytrium*-Arten ist dabei die lebhafte Teilung der infizierten Zellen selbst, wodurch die Pilzkörper in den Tochterzellen zu liegen kommen. Eine solche

Teilung der infizierten Zelle wie bei dem Krebsorganismus, kommt bei den *Synchytrium*-Arten nicht vor.



14. Der Krebsorganismus wirkt auf die Knollen und Stolonen der Kartoffelpflanze äußerst schädlich, indem die durch wieder-

holte Neuinfektionen entstehenden Gewebewucherungen schließlich eine vollständige Nekrosie der krankhaften Auswüchse hervorrufen; unterdessen werden die noch intakten Knollenteile fast oder ganz erschöpft (Hungertod). Parallel mit der Zellvermehrung tritt infolge einer Pilzenzymwirkung ihre sukzessive Auflösung (Desorganisation) ein. Derartig verwüstende Pflanzenschädlinge sind unter den *Synchytrium*-Arten völlig unbekannt.

15. Während alle Landpflanzen bewohnende *Synchytrium*-Arten oberirdische Organe befallen, wobei sich die Blätter kräuseln oder zusammenrollen und die Stengel sich schwielenartig verdicken, ist der Krebsorganismus ein ausgesprochener subterraner Parasit, ein bodenholder Organismus, der nur unter seltenen begünstigenden Feuchtigkeitsumständen (viel Regen oder Tau) die oberirdischen Organe anzugreifen vermag.

Diesen eingehenden Erörterungen ist vorstehend die systematische Stellung (S. 45) des Kartoffelkrebsorganismus innerhalb der Familie *Synchytriaceae* hinzugefügt, sowie die Diagnose (S. 46) des Kartoffelkrebspilzes beigegeben.

Entwicklungszyklus des Kartoffelkrebspilzes (S. 69).

Der ontogenetische Kreislauf des Pilzes (1—10) findet seine generative Fortsetzung in zweierlei Richtungen, je nachdem: 1. die Entwicklung der nächsten monogenen Generation wieder mit der Infektion der einfachen Zoospore beginnt und nach erfolgter Migration des Prosorusinhaltes die soralen Sporangien entstehen (11a—16a), — oder 2. nach wiederholten soralen Generationen gegen das Ende der Vegetationszeit, mit beginnender Zygoteninfektion (ohne Migration) die Dauersporangien bildende digene Generation (11b—17b) folgt.

Figurenerklärung.

1 Entleertes Dauersporangium, 2 freie Zoospore, 3 Eindringen der Zoospore in die Epidermiszelle, 4 junger Prosorus in der Wirtszelle, 5 Endstadium des Prosorus, 6 Prosorus vor der Migration (mit Öffnung), 7 Austreten des Inhaltes (Migration), 8 leere Initialzelle (Migration vollendet), 9 Sporangienbildung (Sorus), 10 Austritt der Zoosporen aus einem soralen Sporangium.

11a Freie sorale Zoospore, 12a Eindringen der Zoospore in die Epidermiszelle, 13a junger Prosorus in der Wirtszelle, 14a Endstadium des Prosorus, 15a Prosorus vor der Migration (mit Öffnung), 16a Austreten des Inhaltes (Migration) leere Initialzelle, Austreten der Zoosporen aus den soralen Sporangien.

11b Zwei sorale Zoosporen in Berührung, 12b kopulierende Zoosporen, 13b Kopulation beendet (Zygote), 14b Eindringen der Zygote in die Epidermiszelle, 15b Teilung der Wirtszelle infolge des anwesenden Pilzkörpers, 16b junges Dauersporangium, 17b fertiges Dauersporangium mit ausgebildeten Zoosporen.

Literatur.

1. Bally, W.: Cytologische Studien an Chytridineen; Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. (5 Taf. und 6 Fig.), 1911.
2. Behlas: Deutsche Landw. Presse, 38. Jahrg., 1911.
3. Cooke, M. C.: Fungoid pests of cultivated plants; London, 1906.
4. Cotton, A. D.: Host plants of Synchytrium endobioticum; Roy. Bot. Gardens Bull. of Miscell. Information, 1916, p. 272.
5. Curtis, K. M.: The life history and cytology of Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc., the cause of wart disease in potato; Philos. Transact. of the Roy. Society London. ser. B, vol. 210 (5 plates and 185 figg.), 1921.
6. Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 1. Abt., 1897.
7. Ders.: Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, Abteil. 1**, 1900, Nachtrag zum I. Teil, 1. Abteil.
8. Ferraris, F.: Tratto di Patologia e Terapia vegetale, 1926.
9. Griggs, R. F.: Some aspects of amitosis in Synchytrium; Bot. Gaz. XLVII., 1909, p. 127—138.
10. Güssow, H. T.: A serious potato disease occuring in New-Foundland; Canada Centr. Exper. Farm, Bull. 63, 1909.
11. Heald, F. D.: Manuel of plant diseases; New York, 1926.
12. Hockwitz, Jahn und v. Minden: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 5. Bd. (2), 1911.
13. Horne, A. S.: On tumour and canker in potato; Contribution from the Wisley Laboratory, XIII; Journ. of the Roy. Hortic. Soc., 1912.
14. Johnson, T.: Scientific Proceed. of the Roy. Dublin Soc., nov. ser. 12, No. 14, 1909.
15. Köhler, E.: Über den derzeitigen Stand der Erforschung des Kartoffelkrebses; Arb. aus der Biol. Reichsanst. für Land- und Forstwirtschaft, 11. Bd., 1923, Seite 289—315.
15b. Ders.: Unters. über den Kartoffelkrebs; Arb. aus der Biol. Reichsanst. für Land- und Forstwirtschaft, 13. Bd., 1925, S. 385—412.
16. Kusano, S.: On the cytology of Synchytrium; Centralbl. für Bakter., 2. Abt., XIX., 1907, p. 538—543.
17. Ders.: Journ. Coll. Agric. Tokyo, 1912.
18. Massee, G.: Journ. Board Agric. England, t. IX., 1902.
19. Ders.: A text book of plant diseases, 2. ed., 1903.
20. Ders.: A text book of plant diseases, 2. ed., 1903, Append.
21. Ders.: Leaflet, Board of Agric. and Fisheries (Black scab of potatoes), No. 105, London, 1904.
22. Ders.: Exhibition of black scab, with Notes; Proceed. of Linnean Society, 1908.
23. Ders.: Diseases of cultivated plants and trees, London, 1910.
24. Ders.: Diseases of cultivated plants and trees, London, 1915.
25. Němeč, B.: Bulletin de l'Institut de l'Académie des Sciences de Bohême, 1911.
26. Orton, C. R. and Kern, F. D.: The Pennsylv. State College school of agric.; Agricult. Exper. Station, Bull. no. 156, 1919.
27. Percival, J.: Potato wart disease: the life history and cytology of Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc.; Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde, II. Abt., 25. Bd. 1909.
28. Ders.: New facts concerning „Warty disease of potato"; Gardeners Chronicle, 1909.
29. Pethybridge, G. H.: Leaflet, No. 105, 1928 (Ministry of Agric. and Fisheries, London).
30. Potter, M. C.: A new potato disease (Chrysophlyctis endobiotica); Journ. of Board of Agric., vol. IX, p. 320.

31. Rabenhorst, L.: Krypt.-flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, II. Aufl., I. Bd., 4. Abt., 1892.
32. Riehm, E.: Der Kartoffelkrebs in England; Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde, II. Abt., 24. Bd., 1909.
33. Rytz, W.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Synchytrium; Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde, II. Abt., 16. Bd., 1906.
34. Salmon, E. S.: Black scab or warty disease of potatoes; Bull. of the County Councils of Kent and Surrey, 1907.
35. Schneider, G.: Deutsche Landw. Presse, 35. Jahrg., 1907, No. 79; 36. Jahrg., No. 88.
36. Ders.: Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde, II. Abt., 26. Bd., 1909.
37. Stevens, F. L.: Mitosis of the primary nucleus in Synchytrium decipiens; Bot. Gazette, XXXV., p. 405—415, 1903.
38. Ders.: Plant diseases fungi, 1925.
39. Tobler, G.: Die Synchytrien, Jena 1913.
40. Voglino, P.: Patologia vegetale, 1924.
41. Volkart, A. und Neuweiler, E.: Der Kartoffelkrebs; Sep.-Abdr. aus Landw. Jahrb. der Schweiz, 1923, p. 1—20.

Artenverzeichnis.
